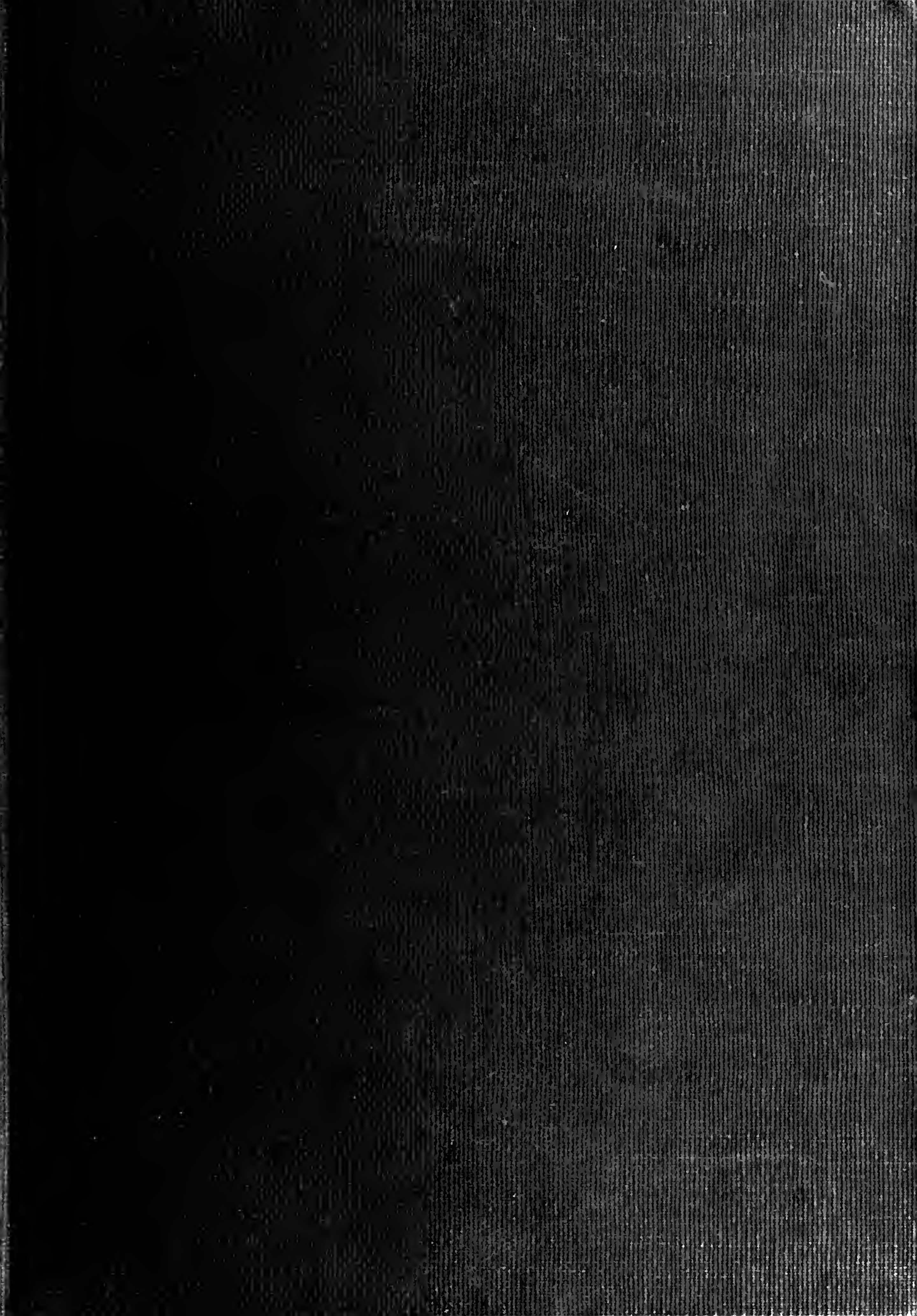




Die eocänen Selachier vom Monte Bolca.

Ein Beitrag zur

Morphogenie der Wirbelthiere.

Von

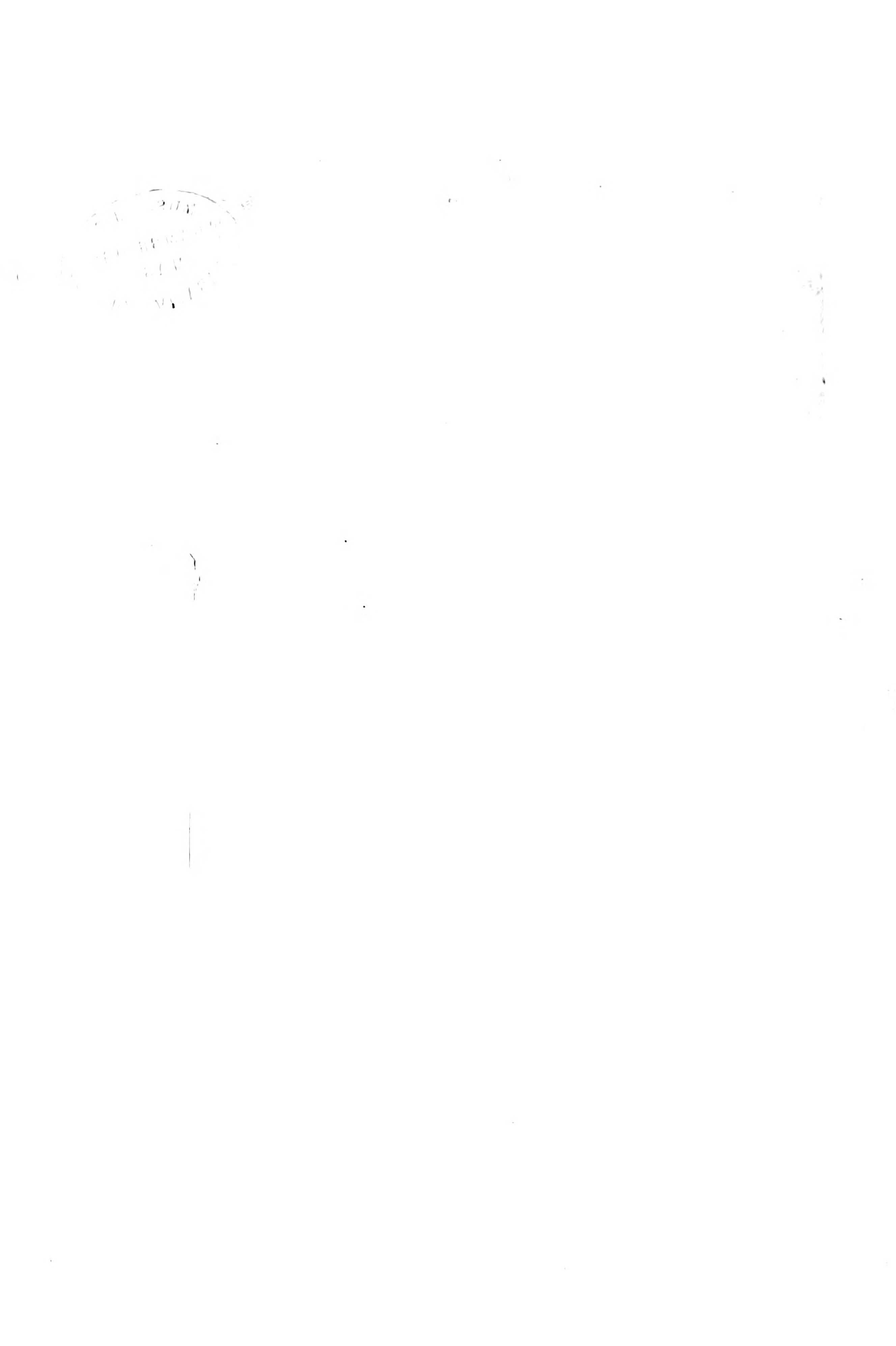
Dr. Otto Jaekel,
Privatdocent an der Universität und Kustos am Museum für Naturkunde in Berlin.

Mit 39 Textabbildungen und 8 Tafeln in Heliogravüre.

(Herausgegeben mit Unterstützung der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.



Berlin.
Verlag von Julius Springer.
1894.



Die eocänen Selachier vom Monte Bolca.

Ein Beitrag zur

Morphogenie der Wirbelthiere.

Von

Dr. Otto Jaekel,
Privatdocent an der Universität und Kustos am Museum für Naturkunde in Berlin.

Mit 39 Textabbildungen und 8 Tafeln in Heliogravüre.

(Herausgegeben mit Unterstützung der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin



Berlin.
Verlag von Julius Springer.
1894.

Druck von H. S. Hermann in Berlin

INHALT.

Die Selachier stellen sich, von welcher Seite man ihrem Studium auch näher treten mag, als eine der eigenartigsten Abtheilungen der Wirbelthiere dar. Wie sie an sich durch ihre Lebensweise und ihren inneren Bau einen höchst auffallenden Typus repräsentieren, so sind sie durch die Stellung, welche die Wissenschaft gerade ihnen gegenüber eingenommen hat, noch besonders in den Vordergrund des allgemeinsten Interesses gerückt worden. Während sich das Studium vieler Thierabtheilungen in eine Unmenge von Einzelheiten zersplittert und von dem grossen Ganzen mehr oder weniger loslöst, stehen die Selachier wie keine andere Abtheilung der Thierwelt im Brennpunkte zoologischer Forschungen.

Gerade zur Lösung der wichtigsten Fragen, welche die moderne Naturforschung beherrschen, sind sowohl von der vergleichenden Anatomie wie von der Embryologie die Selachier in erster Linie herangezogen worden. Nur aus dem historischen Entwicklungsgange dieser Wissenschaften wird das Interesse wie die Beurtheilung verständlich, welche die Selachier in der Zoologie erlangt haben. Sind es doch heute nicht mehr die besonderen Eigenthümlichkeiten einer Art, die Unterschiede zwischen dieser und jener Gattung, welche die Naturforschung als höhere Aufgabe zu ergründen bestrebt ist; der Bausteine sind seit Linné genug zusammengetragen und nach Form und Grösse geordnet, seit Darwin handelt es sich darum, sie zu einem einheitlichen Bau zu vereinen. Nicht durch abstracte Speculation, sondern durch treueste Naturbeobachtung herauszufinden, wie sich die organische Welt aus sich heraus entwickelt habe, und daraufhin den Bauplan zu einem einheitlichen Gebäude, welches man Stammbaum oder natürliches System nennen mag, zu entwerfen, das ist die Aufgabe der heutigen Generation, und sie fällt nicht zum geringsten Theil in den Rahmen palaeontologischer Forschungen. Auch in dieser jungen Wissenschaft ist über der Freude an den Formen das Interesse an deren Wandlungen frisch erwacht.

Man kann von verschiedenen Seiten an die Frage herantreten, auf welchen Wegen die Organismen sich nach verschiedenen Richtungen differen-

zierten, denn es liefert für die Lösung dieser Fragen die vergleichende Anatomie sowohl, wie die Ontogenie und die Palaeontologie reiches Material; die Ursachen aber und die Tendenz dieses Entwicklungsganges wird man wesentlich nur den physiologischen Existenzbedingungen der Organismen zu entnehmen haben. Denn nur durch diese können wir beurtheilen, warum ein Typus, entgegen der in der Vererbung liegenden Tendenz der Erhaltung seiner Form, durch die besonderen Lebensbedingungen seiner Träger hier in diese, dort in jene Bahnen geleitet wird. Diesen Fragen wurde deshalb in der vorliegenden Arbeit mehr Bedeutung zugemessen, als es wohl bisher in diesbezüglichen Schriften üblich war.

Nachdem die ältere Zoologie einen erdrückenden Formenreichthum kennen gelehrt und die Zootomie diese Kenntnisse im Einzelnen sehr vertieft hatte, machte sich, um das angewachsene Material noch übersehen zu können, das Bedürfnis geltend, den einzelnen Formen gegenüber einen höheren Gesichtspunkt der Beurtheilung zu finden. In dem Bestreben, das Wesentliche von dem Unwesentlichen zu scheiden und das Charakteristische innerhalb formaler Mannigfaltigkeit herauszufinden, musste die vergleichende Betrachtung der Formen und ihrer Theile die nächstliegende Etappe zur Erlangung jener Ziele bilden.

Bei den vergleichend-anatomischen Forschungen wandte man sich den reicher organisierten Wirbelthieren in erster Linie zu und musste es auch deshalb thun, weil das Studium des menschlichen Körpers bereits die Grundbegriffe für derartige Vergleiche vorgezeichnet hatte. Hierbei ergab sich indess bald, dass gerade die höchsten Ausbildungsformen der Organe, wie sie bei dem Menschen und den höheren Wirbelthieren vorlagen, in ihrer ursprünglichen Bedeutung und ihrer eigenthümlichen Differenzierung am schwierigsten zu beurtheilen und nicht ohne Weiteres aus diesen selbst zu entnehmen waren. Aus diesem Grunde griff man aus dem Stamme der Wirbelthiere einen Zweig heraus, dessen Angehörige noch sehr einfache und ursprüngliche Organisationsverhältnisse darboten, von deren Studium man sich daher einen Schlüssel zum Verständnis der Erscheinungen bei höheren Wirbelthieren versprechen durfte. Hierzu wurden von Gegenbaur die Selachier ausersehen und sind es dank der glänzenden Arbeiten dieses und vieler nachfolgenden Forscher bis heute geblieben.

Der Schwerpunkt der Untersuchungen wurde hierbei wesentlich auf den Skeletbau gelegt, in welchen sich augenscheinlich die besonderen Organisationsverhältnisse, mit einem Wort der Charakter eines Wirbelthierkörpers am schärfsten ausprägt. Wie die Wirbelthiere vor den Wirbellosen vielleicht durch nichts mehr bevorzugt sind als durch den Besitz eines inneren Skeletes, so dürfte auch der Stamm der Wirbelthiere erst mit dem Erwerb

eines Skeletes ein bestimmtes Lageverhältnis seiner Theile, die Befähigung zu einer höheren Entwicklung und seinen in sich geschlossenen Typus erlangt haben. Erst damit dürfte diesem Thierkreise eine bestimmte und in ihren einzelnen Stadien controllierbare Entwicklung ermöglicht worden sein.

Der Bau der paarigen Extremitäten und ihres Tragegerüstes, sowie die Organisation des Schädel- und Visceralskeletes wurden den vergleichenden Studien in erster Linie unterzogen.

Die grundlegenden Arbeiten GEGENBAUR's suchten aus der vergleichenden Anatomie der Selachier zweierlei zu erweisen, erstens dass der Schultergürtel ein modificierter Kiemenbogen, und zweitens dass der Flossenbau auf einen biserialen Typus zurückzuführen sei, welchen man bei anderen primitiv gebauten Wirbelthiertypen kennen gelernt hatte, und für ursprünglich zu halten geneigt war. Was den ersten Punkt anbetrifft, so will es mir scheinen, dass die Homologie des Schultergürtels mit den peripherischen Skeletelementen der vorderen Körpersegmente, also mit den Visceral- und dem von diesen unzweifelhaft abzuleitenden Kieferbogen im Hinblick auf die primitive Organisation der Selachier nicht von der Hand zu weisen sei, aber der schuldig gebliebene Beweis, dass auch der Beckengürtel mit jenen homolog sei, hat in unserer Zeit, wie es scheint, die Mehrzahl der Zoologen veranlasst, jene so nahe liegende Theorie in toto als unbegründet fallen zu lassen. Anders steht es mit dem zweiten Punkt, dass die paarigen Flossen der Selachier auf das „Archipterygium", wie man die präsumierte Urform der Extremitäten *κατ' ἐξοχήν* bezeichnete, zurückzuführen seien. Was wenigstens die Selachier anbelangt, so ist man wohl gegenwärtig trotz mancher Einwände allgemein von jener Auffassung abgekommen, da für dieselbe weder aus der Morphologie noch aus der Ontogenie der Selachier Beweise, oder auch nur Wahrscheinlichkeitsgründe erbracht werden konnten.

Wenn jene Auffassung noch neuerdings von palaeontologischer Seite durch die genauere Kenntnis des Skeletbaues der Pleuracanthiden eine Stütze zu finden schien, so sind doch jene nicht unzweideutigen Thatsachen in neuester Zeit dadurch entwerthet worden, dass man bei dem älteren *Cladodus* keine Spur jenes ‚Archipterygiums' gefunden hat*). Es erscheint im Hinblick auf die bisher bekannten Thatsachen vielmehr wahrscheinlich, dass der biseriale Flossenbau überhaupt nur eine in den einzelnen Fällen von einander unabhängige Erwerbung uferbewohnender Knorpelfische ist**). Wenn ferner

*) J. S. NEWBERRY: The paleozoic fishes of North America: Monograph of the United States geological Survey. Vol. XVI. Washington 1889. pag. 104.

**) JAEKEL: Ueber *Cladodus* und seine Bedeutung für die Phylogenie der Extremitäten. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. 1892. pag. 80.

Gegenbaur*) darin einen Uebergang zwischen Selachiern und Teleostomen erblicken wollte, dass bei ersteren gelegentlich wie bei letzteren Flossenstrahlen unmittelbar am Schultergürtel artikulieren, so lässt sich in diesem Falle unwiderleglich zeigen, dass es sich nur um sehr entfernte Analogieen handeln kann. Denn diejenigen Selachier, welche jene Erscheinung aufweisen, gehören zu den jüngsten Vertretern dieses Stammes, und es lässt sich Schritt für Schritt nachweisen, dass jene Ausbildungsform der Brustflosse das Resultat eines selbstständigen Entwicklungsganges ist, dessen erste Spuren nicht über den oberen Jura hinaus zurück zu verfolgen sind. Von einer phyletischen Brücke zu den Teleostiern kann also bei jener Analogie nicht gesprochen werden, denn es liegt auf der Hand, dass, wenn überhaupt eine entwicklungsgeschichtliche Verbindung zwischen zwei Abtheilungen besteht, dieselbe nur bei den ältesten und ursprünglichsten Vertretern beider Abtheilungen, nicht aber bei deren jüngsten und am weitesten divergierten Endgliedern zu suchen ist.

Das Becken sowohl, wie das Beckenflossenskelet der Selachier wurden zu Vergleichen mit den übrigen Wirbelthieren herangezogen. Was man als Becken bei Selachiern bezeichnet, hat aber, wie Wiedersheim zunächst behauptete, bei den Knorpel- und Knochenganoiden kein Homologon, nur bei *Polypterus* glaubte der genannte Anatom einige minimale unregelmässige Knorpel, welche unverkalkt vor der Symphyse der beiden Flossenträger liegen, als Becken ansprechen zu dürfen. Neuerdings hat sich diese Auffassung bei ihm befestigt, doch sagt er hinsichtlich der betreffenden Knorpelstücke selbst**): „Im Ganzen habe ich elf Exemplare untersucht. Bei sieben derselben fand ich zwischen den vorderen Knorpelapophysen der zwei Basalia einen paarigen Knorpel; bei dreien war er unpaar, bei einem fehlte er ganz. In jenem Fall, wo es sich um einen unpaaren Knorpel handelte, war die Apophyse der anderen Seite lang ausgezogen und an ihrer Aussenseite mehr oder weniger tief eingeschnürt, als sollte es hier zur Abgliederung kommen.“ Wenn hier ein Becken erst sekundär durch Abschnürung zu Stande kommen soll, dann meine ich, könne ihm doch eine primäre phylogenetische Bedeutung kaum zukommen. Auch die individuelle Variabilität der in Rede stehenden Gebilde scheint mir nicht dafür zu sprechen, dass es sich hier um ein uraltes wichtiges Erbstück handeln soll. Es scheint mir beiläufig bemerkt, dass schwimmende Wirbelthiere ein wohl entwickeltes Becken überhaupt nicht benöthigen, und dass es aus diesem Grunde bei den Teleostomen bald verschwunden ist, während die primitiven

*) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 2. Die Brustflosse der Fische. Leipzig 1865. pag. 144.

**) Das Gliedmaassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892. pag. 76.

Selachier sich dasselbe noch bewahrt haben. Bei einigen jungen Typen, bei denen die Beckenflossen zur Bewegung auf dem Boden dienen, gelangt es sogar in analoger Weise wie bei den Dipnoern wieder zu höherer Bedeutung, und bei allen Elasmobranchiern mag sein Vorhandensein jedenfalls mit bedingt sein durch die denselben ausschliesslich eigenen Pterygopodien der Männchen.

Hinsichtlich der Wirbelsäule der Elasmobranchier gehen die Ansichten der Forscher sehr weit auseinander. Auch hier ist die Tendenz unverkennbar, in den Einzelheiten des Baues möglichst Homologieen mit den höheren Wirbelthieren zu finden. Während zahlreiche Forscher noch auf diesem Standpunkte stehen, ohne sich über die prinzipiellen Fragen einigen zu können, hat neulich H. Klaatsch wenigstens die aus diesem Standpunkt sich ergebenden Schwierigkeiten klar hervorgehoben. Er sagt*) betreffs der Beurtheilung des Axenskelets der niederen Wirbelthiere: „Die grösste Schwierigkeit setzen die Selachier einer einheitlichen Beurtheilung entgegen“, und fährt, nachdem er die Chordascheidenbildung der Cyclostomen, Knorpelganoiden, Knochenganoiden und Teleostier besprochen hat, betreffs der Selachier fort: „Während die bisher betrachteten Formen ohne Schwierigkeit auf einen gemeinsamen Urtypus der Chordascheide und der Elastica sich beziehen lassen, geben die Selachier noch heute zu derartigen Meinungsdifferenzen über die betreffenden Punkte Anlass, dass ihre Rückführung auf die anderen Fische keineswegs ohne Weiteres möglich erscheint.“

Wenn auch nicht deutlich ausgesprochen, liest man das Gleiche auch aus den diesbezüglichen, unter sich vielfach sich widersprechenden Untersuchungen von Gegenbaur, Schneider, Rabl und Hasse heraus.

Während die Schädelkapsel der Selachier immer ihre charakteristischen Eigenheiten und namentlich ihre Einheitlichkeit gewahrt hat, erlangt das Ende der Wirbelsäule vielfach eine Ausbildung, welche der der älteren Teleostomen ähnlich ist und in beiden Fällen als Heterocerkie bezeichnet wird. Von einer primären Homologie ist aber auch in dieser Hinsicht keine Rede; die gelegentlich hervortretende Analogie ist veranlasst durch die gleichen Lebensbedingungen und ermöglicht durch den ursprünglichen Bauplan des Wirbelthierkörpers.

Wenn aber auch zunächst die Organisation der Selachier mit der der höheren Wirbelthiere nur objektiv verglichen und das gegenseitige Verhältnis in der Höhe der Entwicklung zu einander festgestellt wurde, so machte sich doch in der Regel bei diesen Vergleichen mehr und mehr das Bestreben geltend, die Organisationsverhältnisse der höheren Wirbelthiere unmittelbar von denen der Selachier abzuleiten, indem man überall Homologieen erblicken

*) Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIX. Leipzig 1892.

zu müssen glaubte, wo vielfach nur äussere Aehnlichkeiten oder offenbare Homoplasieen vorlagen. Es haben hier die Anschauungen einen ähnlichen Entwicklungsweg genommen wie bei dem Studium der Echinodermen, wo kürzlich SEMON in treffender Weise die Unzulässigkeit derartiger Vorurtheile kennzeichnete.

Die Organisation der Selachier und der höheren Wirbelthiere erschien auch wesentlich deshalb einander so ähnlich, weil die oft auf ganz verschiedenen Wegen entstandenen Gebilde beiderseits mit denselben Namen belegt worden sind. Dadurch wird vielfach die Vorstellung von echten Homologieen erweckt, wo verschiedene Bezeichnungen die verschieden entstandenen Gebilde ohne Weiteres als solche kennzeichnen würden. Man ist aber naturgemäss nicht berechtigt, ein beliebiges Stadium aus der Entwicklung eines Organes herauszugreifen, sondern muss es genetisch verfolgen, um sich über seine ursprüngliche Anlage und den Differenzierungsgang eine klare Vorstellung machen zu können und Konvergenzerscheinungen als solche zu erkennen. Die äussere Ähnlichkeit zweier Formen oder Organe, besonders in verschiedenen Entwicklungsstadien, lässt sich jedenfalls nicht direkt phylogenetisch verwerthen. Hierin aber macht, wie ich meine, die vergleichende Anatomie vielfach einen unberechtigten Sprung, indem sie, ohne die Entwicklung historisch zu verfolgen, allein auf Grund morphologischer Vergleiche die Aneinanderreihung verschieden hoher Differenzierungsformen in Phylogenie umsetzt.

Die eigenartige Bedeutung, welche die Selachier durch die vergleichende Anatomie und speciell durch die Arbeiten GEGENBAUR's gewonnen haben, stempelt dieselben zu den heute noch lebenden Ahnen der höchsten Wirbelthiere; die Beurtheilung, die viele ihrer Organe gefunden haben, basieren auf der Vorstellung, dass ein unmittelbarer phyletischer Zusammenhang zwischen ihnen und den höheren Wirbelthieren bestehe.

So unzweifelhaft es ist, dass die Selachier ihrem ganzen Bau nach echte Wirbelthiere sind, so sicher ist es, dass dieselben heute noch in vielen Punkten so einfach und ursprünglich organisiert sind, wie wir es bei anderen Wirbelthieren kaum finden.*) Dass wir darum aber die bei Selachiern beobachteten Organisationsverhältnisse immer zum Ausgangspunkt der Differenzierungen höherer Wirbelthiere nehmen und beide im Einzelnen stets nach

*) Von *Amphioxus* und von den Petromyzonten, welche wahrscheinlich einen rückgebildeten Typus darstellen, sehe ich im Folgenden schon deshalb ab, weil wir über die Ahnen dieser Thiere nie etwas zuverlässiges erfahren werden.

einem gemeinsamen Schema beurtheilen, scheint mir nicht berechtigt; wenigstens sprechen zum Mindesten dagegen die Verhältnisse, welche wir an den fossilen Ahnen der Selachier und der höheren Wirbelthiere thatsächlich beobachten können.

Wenn man von einigen der ältesten, aber bereits im Palaeozoicum ausgestorbenen Wirbelthiertypen absieht, so finden wir unter den ältesten Vertretern dieser Klasse die mit einem starken Exoskelet versehenen Ganoiden. Mit diesen früher in eine Ordnung gestellt und ihnen jedenfalls nahe verwandt erscheinen die Dipnoer. Andererseits zweigen sich als stets echte Wasserthiere die Teleostier ab, die unter allmählicher Aufgabe des kräftigen Exoskelets ein festes Entoskelet erwerben. Wenn man auch die Abstammung der höheren Wirbelthiere, der Amphibien, Reptilien und Säugethiere, noch nicht mit unumstösslicher Sicherheit nachweisen kann, so hat sich doch jedenfalls so viel als sicher ergeben, dass die Organisation in allen drei Abtheilungen im Allgemeinen immer einfacher wird, je weiter man in den Formationen zurückgeht und zwar derart, dass sie sich untereinander und den oben genannten älteren Ganoiden und Dipnoern nähern. Von einer direkten Annäherung an Selachier und Chimaeriden lässt sich wenig oder nichts finden.

Die Selachier und Chimaeriden, denen Verfasser als eine sie verbindende Gruppe die ausgestorbenen Trachyacanthiden zugesellte*), werden meist als Elasmobranchii oder Chondropterygii zusammengefasst. Da dieselben ausschliesslich Wasserthiere sind, so haben sie wie alle dem Wasserleben angepassten Wirbelthiere einen fischförmigen Körper. Mit dem Wasserleben im Zusammenhang stehen einige Eigenthümlichkeiten, welche ausser ihnen nur noch Fische besitzen, während dieselben bei Landthieren verloren gingen und auch bei späterer Rückanpassung an das Wasserleben von diesen nicht wiedergewonnen wurden. Dieselben sind primäre Eigenthümlichkeiten des ganzen Wirbelthierstammes. Durch eine Reihe von absolut durchgreifenden Merkmalen entfernen sie sich aber nicht nur von allen höheren Wirbelthieren, sondern auch von den übrigen Fischen.

Ihre verkalkten Hartgebilde besitzen niemals Knochenkörperchen; ihr Exoskelet besteht nur aus Dentinbildungen, ihr Innenskelet nicht aus Knochen, sondern Knorpel; letzterer verkalkt durch eine Inkrustation, welche sich bei keinen anderen Thieren wiederfindet. Ihr Gebiss zeigt ganz eigenartige Verhältnisse. Ihre hinteren paarigen Flossen tragen bei den Männchen ausnahmslos je ein nach hinten gerichtetes Pterygopodium, wie es kein anderes Wirbelthier besitzt.

*) Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. 1890. pag. 130. Ebenda 1891. pag. 115.

Der ausschliessliche Besitz der genannten Merkmale dürfte vielleicht Manchem wenig bedeutungsvoll erscheinen, da man gewöhnt ist, viel zahlreichere Merkmale in den Diagnosen lebender Thiergruppen, Gattungen, Familien u. s. w. zu finden. Es giebt freilich in der Gegenwart zahlreiche Thiertypen, die jetzt so isolirt dastehen, dass es nicht schwer ist, sie durch eine Reihe von Merkmalen zu diagnostizieren, die nur ihnen allein zukommen. Thierabtheilungen hingegen, die in der Gegenwart einen grossen Formenreichthum umfassen, sind in der Regel schon sehr schwer scharf zu definieren. Ich erinnere an den Begriff „Säugethier", dessen Definition mit der zunehmenden Kenntnis der lebenden Formen nacheinander die früher ihnen allein zuerkannten Merkmale eingebüsst hat.

Es wird aber in den meisten Fällen unmöglich, eine präcise Definition einer systematischen Kategorie zu geben, wenn man die fossilen Formen in die Systematik mit einbegreift. Ich nehme hier ein drastisches Beispiel von unseren Selachiern. Die Familien der Myliobatiden und Trygoniden sind in ihren lebenden Vertretern leicht zu unterscheiden, indem bei den Trygoniden die Brustflossen die vordere Rumpfscheibe ganz umziehen, während sich dieselben bei den Myliobatiden in vordere sogenannte Kopfflossen und seitliche flügelartige Brustflossen gliedern. Da aber ein Myliobatide aus dem älteren Tertiär (vergl. Taf VI) noch ungetheilte Brustflossen wie ein Trygonide besitzt, so bekommt obiges Merkmal erst im jüngeren Tertiär Geltung; auch die übrigen Unterschiede zwischen beiden Familien verwischen sich je weiter man zurückgeht, so dass man sagen kann, dass die Trennung der beiden Familien überhaupt erst seit der oberen Kreide beginnt und schon für tertiäre Formen nicht mehr durchführbar ist.

In ähnlicher Weise macht in den meisten Fällen die Hinzuziehung des fossilen Materials es unmöglich, für eine Abtheilung des Thierreiches auch nur ein einziges, absolut durchgreifendes Merkmal ausfindig zu machen. Vom Standpunkt der Entwicklungslehre müssen wir ja überhaupt voraussetzen, dass alle phyletisch-systematischen Differenzierungsrichtungen rückwärts in einen Punkt zusammenlaufen, alle Merkmale also nur eine zeitlich beschränkte Bedeutung haben. Je grösser der Zeitraum ist, innerhalb dessen dies geschieht, je länger also eine Abtheilung selbstständig ist, um so grösser wird im Allgemeinen ihre systematische Selbstständigkeit und Bedeutung sein.

Unter diesen Gesichtspunkten müssen die oben für die Knorpelfische angegebenen Merkmale, schon deshalb weil sie absolut durchgreifend sind und bis zu den ältesten Vertretern der Abtheilung zurück Geltung haben, eine ganz besonders hohe Bedeutung beanspruchen.

Die systematische und stammesgeschichtliche Beurtheilung eines Thierkörpers hängt aber weiter davon ab, welchen Werth wir subjektiv seinen

einzelnen Eigenschaften beimessen, welche von diesen wir zu systematisch wichtigen Merkmalen stempeln. Die Entscheidung hierüber hängt gewöhnlich von dem besonderen Gesichtsfeld des betreffenden Forschers und von den jeweilig herrschenden Anschauungen in einer Wissenschaft ab. Danach fällt die Entscheidung auf diesem Arbeitsgebiet nach diesem auf jenem nach anderen Gesichtspunkten, heute so und morgen so. Wenn wir aber auch hier der subjektiven Auffassung den weitesten Spielraum lassen, müssen wir uns doch im Hinblick auf die zahllosen Änderungen im System über die Bedeutung dieser Fragen klar sein. Bei stammesgeschichtlichen Studien tritt die Nothwendigkeit einer Stellungnahme zu diesen Fragen unabweislich an jeden Forscher heran, der bestrebt ist, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen zu einander objektiv zu ermitteln. Gerade hier ist ein Kriterium für die Beurtheilung der verschiedenen Eigenschaften doppelt werthvoll, weil wir besonders bei phylogenetisch isolierten Formen sonst schwer den phyletischen Werth der einzelnen Merkmale gegen einander abwägen können. Darauf kommt es aber naturgemäss bei Aufstellung einer Stammesgeschichte an, dass wir denjenigen Eigenschaften eine entscheidende Bedeutung zumessen, welche durch Generationen hindurch möglichst constant bleiben und deshalb die wahre Zugehörigkeit einer Form zu diesem oder jenem Stammtypus verrathen.

Es liegt auf der Hand, dass die verschiedenen Theile bezw. Organe des Körpers in verschiedenem Maasse zu Abänderungen neigen müssen, je nachdem sie an der Wechselwirkung zwischen dem Organismus und seiner Umgebung Antheil nehmen und von deren Änderungen betroffen werden. Organe, wie die der Ernährung und der von dieser unmittelbar veranlassten Lokomotion und Sinneswahrnehmung, werden daher stets von dem Wechsel der Lebensbedingungen in erster Linie beeinflusst und infolge dessen im Allgemeinen in der phyletischen Entwicklung der Formen wenig konstant sein. Andererseits haben diejenigen Theile des Organismus, welche weder mit der äusseren Umgebung in unmittelbare Beziehung treten, noch von dem Willen des betreffenden Individuums beeinflusst werden können, augenscheinlich keine Veranlassung zu schnellen Veränderungen. Was aber soll diesen letzteren Gesichtspunkten in höherem Maasse unterstellt sein, als die histologische Struktur solcher Theile, und welche unter diesen sollen weniger veränderlich sein als die Gewebsformen verkalkter Hartgebilde, welche für die ganze Lebensdauer feste Gestalt haben? Wenn wir nun sehen, dass in diesen Merkmalen die Selachier, so weit wir ihren Stammbaum zurückverfolgen können, stets eine unerschütterliche Konstanz aufweisen, und die Hartgebilde stets in ihrem innersten Wesen verschieden waren von denen der knochentragenden Wirbelthiere, so werden wir jenen Unterschieden im

histologischen Bau die einschneidendste Bedeutung für die phyletisch-systematische Auffassung der Selachier nicht absprechen dürfen.*)

Wie ich schon an anderer Stelle hervorhob, glaube ich auf Grund und in Konsequenz obiger Ausführungen, dass wir nicht berechtigt sind, die Knorpelfische, Elasmobranchii, Chondropterygii, Placoidei, oder wie man sie sonst nennen mag, mit den Ganoiden, Teleostiern und anderen Fischen in eine Abtheilung, die Classe der Fische, zu stellen. Der Begriff Fisch bedeutet nichts anderes als eine äussere Körperform, die durch das Wasserleben bei einem niedrig organisirten Wirbelthiere bedingt ist, und zu welcher wenigstens zum Theil auch die bereits höher entwickelten Wirbelthiere wie die Ichthyosauren und die Cetaceen wieder zurückkehren, wenn sie entgegen ihren landbewohnenden Vorfahren ihren Aufenthalt wieder dauernd in das Wasser zurückverlegen. Mit demselben Recht, mit dem man den Walfisch von den Fischen und die Blindwühler von den Schlangen getrennt hat, muss man die Selachier von ihren äusserlich ähnlichen Lebensgenossen, den Ganoiden und Teleostiern, trennen. Ja mit noch mehr Recht, denn, wie wir sahen, stehen allem Anschein nach auch die ältesten bisher bekannten Knorpelfische in den systematisch wichtigsten Organisationsverhältnissen den übrigen gegenüber schon ebenso selbstständig da, wie die heut lebenden Formen.

Dass auch die Knorpelfische in allerfrühester Zeit mit den anderen älteren Wirbelthieren in einen Stamm zusammenlaufen, oder besser gesagt mit ihnen eine monophyletische Abstammung haben, soll natürlich nicht bestritten werden, aber da die oben angegebenen Merkmale für alle uns bekannten Formen von Anfang an Geltung haben, so müssen wir ihnen auch im Stamm der Wirbelthiere eine möglichst selbstständige Stellung zuerkennen. Dieses thun wir, indem wir dem unter sich phyletisch verbundenen Unterstamm der Teleostomen, Dipnoi, Amphibia, Reptilia, Aves und Mammalia als **Ossei** die Placoidei oder Elasmobranchii als **Anossei** gegenüberstellen.**)

*) Auch hinsichtlich der Histologie, namentlich der Hartgebilde, fehlt es allerdings nicht an Vergleichen zwischen den Elasmobranchiern und den höheren Vertebraten. Schon Leydig versuchte den fundamentalen Gegensatz, welcher hierin auf beiden Seiten besteht, zu überbrücken, indem er meines Erachtens ohne Grund die Knorpelzellen der Elasmobranchier für homolog den Knochenzellen der höheren Vertebraten hinzustellen suchte. Auch O. Hertwig betrat diesen Weg, indem er den Placoinschmelz der Elasmobranchier für echten Schmelz erklärte und die aus verkalktem Bindegewebe hervorgegangene Basalplatte der Zähne und Schuppen mit dem Namen Cement belegte. Wie der Placoinschmelz in seinen drei fundamentalen Eigenschaften von echtem Schmelz morphologisch unterschieden ist, so hat auch die Basalplatte der Elasmobranchier-Zähne nichts gemein mit der als Cement bezeichneten Substanz höherer Vertebraten, welche eine typische Knochenausscheidung ist. (Vergl. O. Jaekel: Die Selachier aus dem oberen Muschelkalk Lothringens. Abhandlungen zur geologischen Specialkarte von Elsass Lothringen. Strassburg 1889. pag. 293.)

**) Auf die Organisation der Acanthodier komme ich an anderer Stelle zurück.

Einer solchen Auffassung der Selachier als selbstständiger Unterstamm der Wirbelthiere steht nur ein Bedenken entgegen, dass dieselben im Hinblick auf die höheren knochentragenden Wirbelthiere nur einen geringen Formenreichthum entwickeln, sodass ihr Umfang zu dem der höheren Wirbelthiere in einem sehr ungleichen Verhältnis steht. Der Grund dieser Erscheinung ist jedenfalls darin zu suchen, dass die Selachier immer in dem gleichen Medium gelebt haben und nicht wie andere Wirbelthiere ihren Aufenthalt auf das Land verlegten, wo andere und mannigfaltere Lebensverhältnisse den Typus in mannigfacher Weise umformten. Bei der Ermittlung natürlicher Verwandschaftsverhältnisse kommt es aber naturgemäss nicht auf den Umfang, sondern auf die Verbindung oder Abzweigung der einzelnen Äste des Stammes an.

Das Interesse und die stammesgeschichtliche Beurtheilung, welche die Selachier durch die vergleichende Anatomie erlangt hatten, musste auch den Embryologen ihr Studium sehr werthvoll erscheinen lassen. Ueberdies war der Kampf um einige Grundfragen in der Beurtheilung des Wirbelthierkörpers bereits auf diesem Gebiete entbrannt. Die Entstehung der paarigen Extremitäten und die Segmentierung des Körpers waren und sind noch heute die wichtigsten dieser Fragen, zu deren Lösung in erster Linie die Ontogenie der Selachier herangezogen worden ist.

Tritt man nun diesen Untersuchungen näher und versucht man, denselben ihre allgemein wichtigen Resultate zu entnehmen, so ergiebt sich zunächst daraus eine grosse Schwierigkeit, dass die Angaben über die gemachten Beobachtungen untereinander in wichtigen Punkten sehr widersprechend sind.

Ferner geschieht es sehr vielfach, dass Beobachtungen, welche zunächst nur auf sehr beschränktem Materiale fussen, im weiteren Verlauf einer Arbeit so verallgemeinert werden, dass z. B. Thatsachen, die nur in einem Falle beobachtet sind, ohne Weiteres gültig für ganze Classen hingestellt werden. Das hat für Leser wie für Schreiber gleich grosse Bedenken.

Ich möchte hier auf die Entstehung der paarigen Extremitäten näher eingehen, da die Beurtheilung des später zu behandelnden palaeontologischen Materials eine direkte Stellungnahme zu diesen Fragen erheischt.

Der Auffassung Gegenbaur's, dass die paarigen Flossen bezw. Extremitäten der Wirbelthiere aus den Strahlen von modificierten Kiemenbögen entstehen, war von Thacher die Hypothese entgegengestellt worden, dass die-

selben aus paarigen Längsflossen sich abgegliedert haben und also ursprünglich eine einheitliche, den unpaaren Längsflossen entsprechende Flossenanlage darstellten. Die letzteren, d. h. diese Seitenflossen sollten ursprünglich dazu gedient haben, den schwimmenden Körper im horizontalen Gleichgewicht zu erhalten. Die ersten embryologischen Belege für diese Auffassung brachte Balfour, indem er an Embryonen von *Torpedo* eine ursprünglich einheitliche paarige Flossenanlage nachweisen zu können glaubte. Nachdem die an sich geistreiche Idee einen so hervorragenden Vertreter wie Balfour gefunden hatte, galt bis zum heutigen Tage die „Lateralfaltentheorie" für selbstverständlich und unanfechtbar; die älteren Theorien wurden schnell, bisweilen fast mit Gewalt ausser Kurs gesetzt, und auf der neuen Basis gründete sich eine neue Lehre, welche in der Dohrn'schen Schule ihren Ausbau fand. Die vorsichtige Zurückhaltung, mit welcher Balfour seine Beobachtungen bei *Torpedo*-Embryonen zu Gunsten jener Hypothese verwerthete, steht zum Theil in auffallendem Gegensatz zu der Sicherheit, mit welcher seine Nachfolger die weiteren Schlüsse vertreten, welche sie auf jener Lehre aufbauten.

F. M. Balfour*) also glaubte gefunden zu haben, dass bei den Embryonen eines Rochen, *Torpedo*, die erste Anlage der paarigen Extremitäten in einer einheitlichen seitlichen Längsfalte bestehe und diese Erscheinung als palingenetische Wiederholung der ursprünglichsten Flossenanlage der Wirbelthiere gedeutet. Bei der Untersuchung der Embryonen eines Haies, *Scyllium*, kam er zu keinem entsprechenden Ergebnis, wenigstens drückt er sich über die betreffenden Befunde nicht klar aus.

In betreff der Haie ergaben weitere Forschungen, dass bei ihnen stets die Anlage der paarigen Extremitäten von Anfang an eine durchaus getrennte sei.**) Die genannten Befunde bei *Torpedo*-Embryonen hingegen wurden von Balfour's Nachfolgern bestätigt und bilden die Grundlage der „Lateralfaltentheorie". Man erklärte und glaubte es allgemein, „dass wir in der ersten Anlage der paarigen Flossen von *Torpedo* die primitivste Form der bisher bekannten Wirbelthierextremität vor uns haben." A. Dohrn und P. Mayer bauten auf dieser Grundlage weiter, indem sie behaupten, dass die beiderseitigen rückwärts geneigten Flossenanlagen sich hinter dem After ventral vereinigen und die Analflosse bilden. Auf der Annahme einer ursprünglich kontinuirlichen Seitenflosse baut sich dann die weitere Hypo-

*) On the Development of the Skeleton of the Paired Fins of Elasmobranchii considered in Relation to its Bearings on the Nature of the Limbs of the Vertebrata. Proceedings of the Zoological Society of London 1881.

**) S. Mollier: Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Anatomischer Anzeiger Jena 1892. pag. 351.

C. Rabl: Theorie des Mesoderms. II. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIX. Leipzig 1892.

these auf, dass die Wirbelthiere von den Anneliden abzuleiten seien. Wir sehen also, dass die genannten Beobachtungen an Embryonen von *Torpedo* dazu berufen erschienen, die höchsten und wichtigsten Fragen über den Bau und die Stammesgeschichte der Wirbelthiere einer einfachen Lösung entgegenzuführen.

Die enorme Bedeutung, welche in diesen Hypothesen einer einzigen Beobachtung beigelegt wird, lässt erwarten, dass diese Beobachtung selbst auf einer unwiderleglichen Thatsache beruht, und dass wenigstens die Folgerungen, welche unmittelbar darauf basiert sind, eine verschiedene Deutung nicht zulassen. Diese Erwartung ist um so mehr berechtigt, als zugestandener Maassen die Befunde bei Haien, von denen man entsprechende Belege für die Theorie erwarten sollte, damit nicht in Einklang zu bringen waren.

Nachdem nun, wie gesagt, die einheitliche Flossenanlage bei *Torpedo* als Grundlage der ganzen Hypothese von verschiedenen Forschern bestätigt worden war, wies vor einigen Monaten eine Arbeit von C. Rabl's*) mit klaren dürren Worten nach, dass auch bei *Torpedo*, und zwar bei verschiedenen Arten dieser Gattung, von einer ursprünglichen einheitlichen Anlage der paarigen Flossen keine Rede sei.

Rabl zeigte, dass sich die Brustflosse und Bauchflosse als selbstständige Ectodermfalten anlegen. Wenn die Brustflosse von *Torpedo* im Gegensatz zu *Pristiurus* und anderen Haien sich bereits als bedeutende Anlage zeigt, ist „an der eben merkbaren Anlage der hinteren Extremität noch keine Falte, wohl aber eine Ectodermverdickung erkennbar.“ Diese steht aber mit der der vorderen Extremität, welche nach vorn und hinten flach ausläuft, „ebensowenig wie bei *Pristiurus* im Zusammenhang.“ Nur eine Ectodermverdickung sei nachweisbar, welche eine Verbindung der beiden Falten herstelle.

Obwohl nun aber Rabl ausdrücklich hervorhebt, dass seine Beobachtungen „in schroffem Gegensatz zu den Angaben Balfour's und Dohrn's“ über die erste Anlage der Selachierflosse stehen, und er mit Hinweis auf die Unsicherheit der Befunde bei Haien betont, dass auch auf *Torpedo* die bisherigen Angaben nicht mehr zutreffend seien, „denn auch hier ist die Ectodermfalte nicht von Anfang an continuirlich, noch stellt sie die erste Anlage der Extremitäten dar,“ giebt er doch nicht zu, dass er damit das bisherige Fundament der Lateralfaltenhypothese vollständig untergraben hat. Denn nachdem er ausführlich nachgewiesen hat, dass die erste Anlage der Extremitätenpaare getrennt erfolgt, fährt er fort: „Bei Embryonen von 18 mm Länge**) steht die Brustflosse schon wagerecht vom

*) l. c. pag. 116.

**) Die Angaben über die erste Flossenanlage bezogen sich auf Embryonen von 12 und 15 mm Länge.

Körper ab, die Ectodermfalte an ihrem Rande ist lang ausgezogen und lässt sich, obschon sie hinten niedriger wird, doch ohne Unterbrechung in die Ectodermfalte der Bauchflosse verfolgen. Es ist also jetzt*) eine continuirliche Ectodermfalte vorhanden, die hinter der Kiemenregion beginnt und bis hinter den After rückwärts zieht.“ Mit diesen wenigen Worten glaubt Rabl die Tragweite seiner misslichen Befunde über die erste Anlage der Extremitäten entwerthen zu können, denn er führt**) als ersten Grund für die Lateralfaltenhypothese ohne weitere Erklärung an: „die Existenz einer continuirlichen Ectodermfalte bei älteren *Torpedo*-Embryonen.“

Was soll man von einer derartigen Beweisführung halten, von welcher ihr Autor meint, dass sie „von solchem Gewicht sei, dass sie nicht ohne zwingende Gründe zurückgewiesen werden kann?“ Fühlt denn Herr Rabl wirklich nicht, dass er gerade das Gegentheil von dem bewiesen hat, was er beweisen sollte? Worauf kam es denn bei der ganzen Beweisführung an, doch lediglich darauf, dass die ursprünglichste Anlage der Wirbelthierextremitäten bei *Torpedo* in der ursprünglichen Anlage ihrer paarigen Flossen noch hervortritt.

Wenn man den ontogenetischen Entwicklungsgang hier in Phylogenie umsetzen will, so muss man doch unbedingt folgern, dass dem Stadium einheitlicher continuirlicher Seitenflossen ein Stadium von getrennten Flossenpaaren voranging. Damit kommen wir doch aber nicht an den Anfangspunkt der Entwicklung der Extremitäten, sondern drehen uns im Kreise zu dem Punkt zurück, von dem wir selbst bei der Beurtheilung ausgingen. Wie soll denn eine ontogenetisch jüngere Differenzierung einen höheren palingenetischen Werth haben als die ontogenetisch vorangehende, zumal wenn diese ursprünglichere Differenzierung allgemein bei Selachiern zuerst auftritt, während jene sich bisher nur bei einer Gattung nachweisen liess? Da wäre es doch in der That bequemer gewesen, statt des „vorgerückten“ Stadiums die Ausbildung des fertigen Thieres ins Auge zu fassen, bei welchem ebenfalls eine Hautfalte die Brust- und Bauchflosse verbindet. Diese Beweisführung hätte wohl auch den Vortheil gehabt, dass sie sich auf ein umfangreicheres Beweismaterial hätte stützen können als auf zwei Arten von *Torpedo*, da vermuthlich bei allen Selachiern, bei denen die Brustflossen sich bis nahe an die Bauchflossen ausgebreitet haben, beide durch eine Hautfalte verbunden sind. Dass aber solche Differenzierungen zu Vorgängen von höchster palingenetischer Bedeutung gestempelt werden, das wirft ein eigenthümliches Licht auf diese phylogenetische Verwerthung embryologischer Beobachtungen.

*) Im Originaltext nicht durch stärkeren Druck hervorgehoben.
**) l. c. pag. 135.

Nachdem uns die unzweideutigen Beobachtungen Rabl's über den Thatbestand aufgeklärt haben und überdies von P. Mayer, einem der eifrigsten Verfechter der Hypothese, bei einem entsprechenden Falle erklärt wurde, dass man nicht berechtigt sei, eine Hautfalte ohne weiteres für eine Flossenanlage anzusehen, wird uns wohl das Faktum, dass auch bei *Torpedo* nicht einmal eine solche, sondern nur eine Ectodermverdickung vorliegt, davon überzeugen können, dass die Embryologie selbst sich ihren bisherigen Beleg für die Lateralfaltenhypothese widerlegt hat.

Die wichtigen Resultate Rabl's können meines Erachtens auch vom rein embryologischen Standpunkte aus kaum überraschend erscheinen, wenn man die übrigen diesbezüglichen Ergebnisse im einzelnen objektiv beurtheilt und nicht stets nur auf ihren Werth für die vorgefasste Hypothese geprüft hätte.

Wenn man die phylogenetischen Consequenzen aus jener Auffassung der paarigen Extremitäten zog, so setzte dieselbe voraus, dass die Differenzierung der Flossen, namentlich des sie consolidierenden Skeletbaues von aussen nach innen erfolgte, während nach der Gegenbaur'schen Auffassung die umgekehrte Entstehung anzunehmen war. Ueber diesen Punkt gaben die ontogenetischen Beobachtungen Balfour's keinen klaren Aufschluss. Den schuldig gebliebenen Beweis suchte A. Dohrn zu erbringen, indem er in zahlreichen Schriften seine Beobachtungen über diesen Gegenstand veröffentlichte. Es ist mir leider nicht gelungen, aus den verschiedenen Darstellungen auch nur ein einigermaassen klares Bild von diesen Entwicklungsvorgängen zu gewinnen. Das aber scheint doch aus den verschiedenen Angaben hervorzugehen, dass am Schultergürtel als Basis des Flossenskelets ein einheitlicher Knorpel angelegt wird, von welchem die Flossenstrahlen als divergierende Knorpelstäbe ausgehen. Dieser Befund in der Anlage des Skelets würde aber doch mindestens mit gleichem Recht im Sinne der Gegenbaur-schen als der Balfour'schen Hypothese verwerthet werden können.

Auch der Umstand, dass die seitlichen Längsfalten, aus welchen sich später die vordere und hintere Extremität sondern, nicht horizontal am Körper nach dem Schwanzende zu verlaufen, sondern schief von vorn nach hinten geneigt sind, hätte Bedenken erregen müssen; denn schon diese erste Anlage schliesst sich danach gar nicht dem hypothetischen Zustand einer ursprünglichen horizontalen Längsflosse an, sondern entspricht genau dem Lageverhältnis, welches die Brust- und Bauchflossen später am ausgebildeten Körper einnehmen. Statt dass aber eine derartige Thatsache zur Vorsicht gemahnt hätte, hat sie weitere Hypothesen im Sinne der Lateralfaltentheorie ins Leben gerufen.

Dohrn brachte seine Lateralfalten nicht nur in Homologie mit den unpaaren Flossen, sondern sagt, die Dorsalflosse sei anfangs ebenfalls paarig

gewesen und später seitlich zusammengewachsen.*) Gestützt wird diese Hypothese durch den Hinweis darauf, dass das unter der Dorsalflosse gelegene Rückenmark, weil es, wie alle Nervenanlagen, epidermaler Natur sei, ursprünglich oberflächlich in der Haut liegen musste, also da, wo sich jetzt die unpaare Flosse ansetzt. Da die letztere dem Nervenstrang nicht unmittelbar aufsitzen konnte, so müsse sie paarig zu beiden Seiten des Rückenmarkes gestanden haben. Bei dieser Kombination wird die sonderbare Voraussetzung gemacht, dass jene beiden Bildungsprocesse gleichzeitig erfolgt seien. Ist denn aber diese Annahme nothwendig, oder auch nur wahrscheinlich? Ist es nicht unendlich viel einfacher und naheliegender anzunehmen, dass das Rückenmark seine epidermale Lage längst aufgegeben hatte, als die Bildung einer Dorsalflosse begann, und der Anlage einer solchen infolge dessen durch das Rückenmark keinerlei Schwierigkeiten mehr geboten wurden?

Nachdem gegenüber der Analflossenhypothese Dohrn's und P. Mayer's nachgewiesen ist, dass sich die Analflosse bei den verschiedensten Fischen ausnahmslos selbstständig anlegt und sich nach vorn über den After hinaus zwischen die Lateralfalten erstreckt, kann ich nur C. Rabl beistimmen, wenn er die diesbezüglichen Einwände P. Mayer's mit den Worten charakterisiert: „Damals wurde einer einfachen Ectodermfalte eine grosse Bedeutung beigemessen; jetzt aber, wo eine solche Falte einer Hypothese Dohrn's in die Quere kommt, wird sie für bedeutungslos erklärt."

Ein Ergebnis dieser Forschungen verdient wohl noch hervorgehoben zu werden. Nachdem man der Gegenbaur'schen Kiemenbogentheorie den Todesstoss damit versetzen wollte, dass sich doch unmöglich das Becken als modificierter Kiemenbogen auffassen lasse, erklärt jetzt A. Dohrn, dass die Afteröffnung durch mediale Verwachsung zweier seitlichen Kiemenspalten entstanden sei. Dann scheint mir, hätte er doch auf dem Boden der Gegenbaur'schen Auffassungen stehen bleiben können.**)

Was bleibt aber aus allen diesen Auffassungen und Hypothesen als Kern von Thatsachen zurück?

1. dass die bisher untersuchten Haie sämmtlich ihre Brust- und Bauchflossen getrennt anlegen, und zwar die später grösseren Brustflossen früher und energischer als die Bauchflossen, welche bei den Selachiern eine geringe Grösse und keine besonders wichtige Funktion haben;
2. dass bei *Torpedo* — und unzweifelhaft würde sich das Gleiche bei *Raja*, *Trygon* und *Myliobatis* nachweisen lassen — die erste Anlage der Brustflossen auf viel breiterer Basis erfolgt als bei den Haien, während die hier noch später erfolgende Anlage der Bauchflosse im Wesentlichen dieselben Verhältnisse zeigt wie die der Haie;

*) Mittheilungen der zoologischen Station in Neapel. Bd. V. 1884. pag. 178. **) Ebenda pag. 176.

3. dass also bei Rochen schon in der ersten Anlage der Gegensatz zu bemerken ist, der durch die riesige Entwicklung der Brustflosse bei dem ausgewachsenen Thiere im Gegensatz zu ihrer Bauchflosse und im Gegensatz zu der Brustflosse der Haie hervorgerufen ist.

Es ist zu vermuthen, dass bei denjenigen Rochen, bei welchen die Ausbildung der Brustflossen noch erheblich weiter vorgeschritten ist als bei *Torpedo*, also namentlich bei Trygoniden, die Entwicklung der Brustflosse noch früher und noch intensiver erfolgt, so dass hier vielleicht noch der lang ersehnte Zusammenhang der Brust- und Bauchflossen bei der ersten Anlage wirklich gefunden werden könnte. Zweifellos muss sich dieses Verhältnis bei den Rochenembryonen in diesem Sinne stetig weiter ausbilden.

Alle diese ontogenetischen Entwicklungsvorgänge variiren also in demselben Verhältnis, wie die Organisation der fertigen Thiere wechselt.

Die Ontologie hat folglich in diesem Falle keine wesentlich neue Differenzierung ans Licht gezogen, sie hat nur gezeigt, dass gewisse Unterschiede der fertigen Thiere auch bei deren Embryonen schon von Anfang an vorhanden sind.

Wir haben, indem wir die Basis betrachteten, auf welcher sich die Lateralfaltenhypothese aufbaut, bisher nur die embryologischen Daten zur Beurtheilung herangezogen; gönnen wir nun auch der Palaeontologie das Wort, da deren Berechtigung in stammesgeschichtlichen Fragen mitzureden auch seitens der Embryologen wohl im Prinzip nicht abgeleugnet werden wird.

In der embryologischen Auffassung erscheint *Torpedo* hinsichtlich der Entwicklung seiner Extremitäten als die primitivste Form unter den Selachiern.

Die Haie zeigen ausnahmslos eine von Anfang an dauernd getrennte Anlage der vorderen und hinteren Flossen, sie würden also in dieser Hinsicht die differenzierteren Formen darstellen, und ihre Flossenbildung müsste von der der Torpediniden ableitbar sein. Diese Annahme steht in diametralem Widerspruch mit den Thatsachen der Palaeontologie, welche klar und deutlich zeigt, dass die Haie mit ihrer typischen Flossenbildung bereits im Palaeozoicum eine reiche Entfaltung aufweisen, während die ältesten Rochen im oberen Jura auftreten. Von diesen erscheinen dort zunächst nur die sogenannten Halbrochen, die Rhinobatiden, während die sogenannten echten Rochen, welche sich im Sinne ihres Typus weiter entwickelt und von den Haien entfernt haben, erst an der Grenze der Kreide und Tertiärformation unzweideutige Vertreter aufweisen. Wie also die Haie phylogenetisch älter sind als die Rochen, so ist auch ihre Flossenbildung ursprünglicher. Mit dieser phyletischen Entwicklung stehen die embryologischen Befunde bei sämmtlichen Haien im Einklang.

Die in ihrer Basis, wie wir sahen, unhaltbare Hypothese wurde nun von Rabl durch drei weitere Belege gestützt. Dieselben beruhen auf den Beobachtungen, die der genannte Autor an der ersten Anlage der Myotome und Muskelknospen machte, und auf den Beziehungen, welche er zwischen diesen und den definitiven Flossenstrahlen zu erkennen glaubte. Hierzu bemerke ich zunächst im Allgemeinen, dass die Anlage und Vermehrung der Urwirbel und Myotome von vorn nach hinten erfolgt, derart, dass sich neue Elemente am distalen Ende hinter den bereits vorhandenen ausbilden, bis die definitive Zahl der Wirbel im Rumpf erreicht ist. Diese nach Art einer Kormenbildung von einem Punkt aus vor sich gehende Vermehrung bedingt es, dass die Anlage der Urwirbel und Myotome continuirlich von vorn nach hinten erfolgt und also auf dieser Strecke keine räumliche Unterbrechung ihrer Anlagen erleiden kann.

Von dem sehr einfachen Vermehrungsprocess der Urwirbel und Myotome erfolgt nun selbstständig jederseits von zwei getrennten Centren aus die Anlage der Brust- und der Bauchflosse. Nachdem diese durch Einwuchern des Mesoderms in die Ectodermfalten eine gewisse Differenzierung erlangt haben, treten zu ihnen die Myotome mit ihren Muskelknospen in Beziehung, indem je nach der Grösse der Flossenanlage eine verschiedene Zahl von Muskelknospen in diese eintreten. Bei den Haien ist diese Zahl verhältnismässig gering, bei den Rochen ist sie der grösseren Anlage der Brustflosse entsprechend sehr viel grösser.

Den Hauptwerth legt Rabl nun auf die Anlage der Muskelknospen und ihr Lageverhältnis zu den Flossenanlagen. Die Muskelknospen entwickeln sich aus den Myotomen, und zwar unter demselben Wachsthumsgesetz wie diese, indem ihre Bildung von vorn nach hinten fortschreitet, derart, dass auch bei ihnen eine räumliche Unterbrechung ihrer Anlage von vorn nach hinten nicht erfolgt. Sie fangen sich aber überhaupt erst an zu entwickeln, wenn die äusseren Extremitätenanlagen, namentlich die der Brustflossen schon ziemlich weit vorgeschritten sind. Die Anlage der letzteren erfolgt bei *Pristiurus* in einem Stadium von 50—51 Urwirbeln, während die ersten Muskelknospen bei 94 Urwirbeln beobachtet sind.

Wenn nun folglich Rabl als zweiten Beleg für die Lateralfaltenhypothese anführt, dass die Anlage der Myotome continuirlich im Bereich der Brust- und Bauchflossen erfolge, so ist das bei der Art der Vermehrung dieser Theile selbstverständlich. Palingenetisch könnte also nur der dies bewirkende Process der Vermehrung selbst aufgefasst werden, und dieser würde dann nur dafür sprechen, dass die Wirbelthiere von segmentierten Vorfahren abstammen.

Die Bildung der Muskelknospen und ihre Beziehung zu den Flossen-

anlagen unterliegt, wie gesagt, den gleichen Gesichtspunkten wie die Bildung der Myotome und deren Beziehung zur Flossenanlage. Je nachdem die Flossen später Ausdehnung erlangen, treten mehr oder weniger Muskelknospen zur äusseren Flossenanlage in Beziehung, und schon in der ersten Anlage der Knospen macht sich ein bedeutender Unterschied zwischen der Grösse bei Rochen und bei Haien geltend. Bei letzteren, bei denen die paarigen Extremitäten nicht zum Schwimmen, sondern nur zum Steuern dienen, sind die Muskeln ja auch am lebenden Thier sehr schwach entwickelt, während bei den Rochen die ganze Bewegung von der paarigen Flossenmuskulatur übernommen ist. Es macht sich also auch hierin schon bei der ersten Anlage der Gegensatz in der definitiven Ausbildung bemerkbar.

Diejenigen Muskelknospen, welche in dem Zwischenraum zwischen den beiden Flossenanlagen liegen, können für die Bildung der Flossenmuskulatur nicht verwandt werden und atrophieren. Ist dieser Zwischenraum gross, wie bei den meisten Haien, so müssen mehr Muskelknospen atrophieren, als da, wo die Brustflossenanlage lang und der Zwischenraum bis zur Bauchflosse kurz ist. Dass für dieses Verhältnis kein phyletisch durchgreifendes Gesetz, sondern lediglich das definitive Formenverhältnis der betreffenden Art maassgebend ist, geht daraus hervor, dass sich ziemlich bei jeder Art andere Zahlen ergeben, so dass selbst bei nahe verwandten Arten die Zahl der zu der constanter gebauten Bauchflosse verwandten Myotome gelegentlich um 6 schwanken kann, ja dass sogar gewöhnlich auf beiden Körperhälften die Zahlen variiren.

Um zu zeigen, wie Rabl hierbei zu bestimmten Zahlenverhältnissen zwischen den Myotomen und Flossenstrahlen kommt, gebe ich als Beispiel im Folgenden die Berechnung wieder, welche er bei *Torpedo* angestellt hat. Er sagt l. c. pag. 120: „Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata* von 15 mm Länge fand ich wieder in den ersten vier Myotomen keine Knospen; dann zählte ich im Bereich der Brustflosse 26, im Bereich der Bauchflosse 10 Myotome mit Knospen; das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben." Bei einem anderen Embryo der gleichen Art fand er annähernd die gleichen Verhältnisse. Dann sagt er: „An einem Embryo von *Torpedo ocellata* von 17 mm Länge habe ich an einem Sagittalschnitt durch die Bauchflosse 26 Knospen gezählt. Aus dem Mitgetheilten kann man allerdings g a n z s i c h e r e*) Schlüsse auf die Zahl der Myotome, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen, n i c h t z i e h e n. Indessen wird man k a u m s e h r w e i t fehl gehen, wenn man die Zahl für die Brustflosse von *Torpedo marmorata* auf u n g e f ä h r 26, für die Bauchflosse auf

*) Im Original sind die gesperrt gedruckten Stellen nicht hervorgehoben.

etwa 10 veranschlagt: das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben." Pag. 130 fährt er fort: „An der Brustflosse eines kleinen, nur 16 cm langen Exemplares meiner Sammlung habe ich nun in der That ungefähr 52 Strahlen zählen können: jedenfalls sind mehr als 50, sicher aber nicht mehr als 54 Strahlen vorhanden." Von einem anderen Exemplare werden noch die entsprechenden Zahlen 54 und 18 angegeben. Daraufhin kommt Rabl zu folgendem Schluss: „Es hat sich ergeben, dass die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen." Wie man bei einem so beschränkten Material und so vielen „etwa", „ungefähr" etc. zu einem bestimmten Zahlenergebnis kommen will, ist mir nicht verständlich.

Auch das Verhältnis der Bauchflossen zu den Brustflossen, welches Rabl gelegentlich in Erstaunen setzt, ist sofort verständlich, wenn man sich die physiologischen Leistungen beider Flossen am ausgebildeten Thier vor Augen führt. Die Beckenflosse ist überall da „auffallend" lang und mit vielen Flossenstrahlen versehen, wo dieselben bei abgeplatteten Formen mit wenig verbreiterter Brustflosse zur Schwimmbewegung herangezogen wird. Sie diente hier zur Verlängerung der Brustflosse nach hinten und verkürzt sich wieder, wo die Brustflosse sich nach vorn und rückwärts so ausgebreitet hat, dass sie die Bauchflosse ganz oder theilweise überdeckt. Deswegen haben nicht nur die sogenannten Halbrochen, sondern auch *Squatina*, die ebenso schwimmt wie jene, stark verlängerte Bauchflossen mit 30 und mehr Strahlen, während die Zahl bei Formen wie *Trygon* und *Cyclobatis* wieder auf 7 und 8 heruntersinkt.

Jene Entfaltung der Bauchflossen ist also nur ein provisorisches Aushilfsmittel derjenigen Formen, welche mit der Änderung ihrer Lebensweise allmählich von Haien zu Rochen werden, und verschwindet wieder in dem Maasse, wie die Function dieser Flosse von der Brustflosse mit übernommen wird. Es zeigt auch dieses Verhalten wieder recht drastisch, wie abhängig die Gestaltung des Körpers von der Gestaltung der Lebensbedingungen ist, und wie schnell und prompt die erstere auf Änderungen der letzteren reagiert.

Was bei diesen denkbar einfachsten, ontogenetischen Praeformierungsvorgängen palingenetisch sein soll, ist schwer einzusehen, und wenn Rabl daher als einen weiteren von seinen 4 Gründen anführt, „das Vorhandensein einer grösseren Zahl von Radien bei phylogenetisch älteren Selachiern (*Chimaera*, *Heptanchus*) im Vergleich mit höher stehenden Formen (*Pristiurus*, *Scyllium*, *Acanthias* etc.), so vergisst er dabei ganz, dass sich die weitaus grössten Zahlen, auf die er sonst so grosses Gewicht legt, nicht bei den primitiven Haien, sondern bei den hoch specialisierten Rochen finden, ganz abgesehen davon, dass mit der Angabe des Zahlenverhältnisses bei einem

Notidaniden, zwei Scylliden und einem Spinaciden doch noch lange kein Urtheil über die betreffenden Verhältnisse bei Haien gewonnen ist.

Der letzte der 4 Gründe, dessen phylogenetische Bedeutung wir zu prüfen haben, ist die Convergenz der Muskelknospen gegen die Flossenbasis zur Zeit der Entstehung der Knospen. Rabl deutet diese Erscheinung dahin, „dass sich die Flossen früher weiter ausgedehnt haben".

Nachdem wir gesehen haben, dass die Zahl der zur Flossenbildung in Beziehung tretenden Myotome je nach der Gestalt des fertigen Thieres grossen Schwankungen unterworfen ist, wird man a priori auch den Lageverschiebungen der einzelnen Myotome eine hohe phyletische Bedeutung kaum beimessen können. Betrachten wir nun aber die Erscheinung selbst, so sehen wir, dass die Muskelanlagen nach der Flossenbasis, also der Stelle, wo sich bei den Haien die Flosse einschnürt, convergieren. Würde die erste Anlage der Haiflosse von einem Punkte aus erfolgen und sich erst ausserhalb des Embryorumpfes ihrer definitiven Gestalt entsprechend ausbreiten, so würde die Convergenz der Myotome nach dem schmalen Flossenansatz selbstverständlich erscheinen. Da nun aber eine solche Anlage der Flosse mechanisch kaum denkbar ist, sondern einfacher zunächst auf breiterer Basis als eine Ausstülpung des Ectoderms und Mesoderms erfolgt, so kann die spätere Beziehung, welche zwischen der peripherischen Flossenanlage und den Myotomen besteht, hier zunächst nicht klar hervortreten. Dass eine solche aber bald entsteht, geht daraus hervor, dass die Muskelknospen bereits bei ihrer Entstehung nach der Flossenbasis convergieren. Dabei kann allerdings der Eindruck erweckt werden, den auch Rabl davon gewann, dass die erste Flossenanlage ursprünglich breiter gewesen sei und mehr Myotome umfasst habe. Wäre diese Auffassung aber richtig, so läge bei den Rochen, die ja nach der Lateralfaltenhypothese den primitivsten Bildungszustand aufweisen, zu einer Convergenz der Myotome nach der Flossenbasis gar keine Veranlassung vor, da ja sich hier schon die erste Anlage der Flossen fast über den ganzen Rumpf erstreckt, und die definitiven Muskeln der Schwimmbewegung entsprechend später einen zur Wirbelsäule annähernd senkrechten Verlauf haben. Es wird also auch in diesem ersten Entwicklungsstadium wieder nicht das in der Theorie ursprüngliche Verhältnis reproduciert, sondern dieses macht sich hier wie bei der Ausbreitung des äusseren Flossenrandes erst später geltend. Die Thatsache, dass sich die Rochen eben erst in relativ junger Zeit von den Haien abgezweigt haben, macht es leicht verständlich, dass sie bei der ersten Anlage ihrer Muskulatur noch die ursprüngliche Differenzierung der Haie reproducieren, während es schwer vorzustellen war, warum sie das, was sie in einem vorgerückten Stadium haben und brauchen,

nicht sofort praeformieren sollten, wenn es ihnen als uralte Stammeseigenthümlichkeit noch so tief im Blute steckte, wie es die Embryologie annimmt.

Es scheint mir nach Alledem, dass auch die Gründe, welche RABL zur Stütze der Lateralfaltenhypothese beigebracht hat, durchaus nicht beweisend für dieselbe sind. Die von ihm herangezogenen Thatsachen stehen in bestem Einklange mit denen der Palaeontologie und finden auf diesem Wege eine viel einfachere und ungezwungenere Erklärung, als wenn man entgegen allen sonstigen Thatsachen den einen Erscheinungen einen ausserordentlich hohen palingenetischen Werth beimisst, während man anderen entsprechenden Erscheinungen jede Bedeutung abspricht.

Zum Schluss dieser Auseinandersetzungen sei es mir gestattet zu bemerken, dass ich die Möglichkeit, dass die paarigen Extremitäten sich phylogenetisch aus Längsfalten entwickelt haben, natürlich nicht positiv abstreiten kann, aber das dürfte sicher sein, dass die Daten, welche seitens der Embryologie diese Hypothese als einzig mögliche und unanfechtbare Theorie hinstellen sollte, nichts weniger als beweisend für dieselbe sind. Indess die an sich mögliche Hypothese erscheint aus mehreren Gründen unwahrscheinlich. Dieselbe setzt voraus, dass die Vorfahren der Wirbelthiere unter den gleichen physiologischen Bedingungen gelebt haben, wie die durch ihre zwei Extremitätenpaare und ihren ganzen Bauplan so selbstständig dastehenden echten Vertreter dieses Stammes, denn die Hypothese nimmt an, dass die Lateralfalten seitliche Schwimmflossen waren. Nun sehen wir aber, dass überall die grossen und tiefgreifenden Umgestaltungen eines Organisationstypus sich vollzogen haben, wo Thiere ihre Lebensweise wechselten, wenn sie also z. B. vom Wasser auf das Land, vom Land ins Wasser oder vom Land in die Luft ihren Aufenthalt verlegten, oder wenn sie von frei schwimmenden zu sesshaften Thieren wurden. Auf diesen physiologischen Momenten basiert die Differenzierung der Landwirbelthiere, der Vögel, der Cetaceen, wie unter den Wirbellosen z. B. der Arachniden und Insekten.

Wenn sich dagegen Abtheilungen stets in den gleichen Lebensbedingungen, zumal im Meere, hielten, so haben sie sich ausserordentlich wenig verändert, wie dies unter den Wirbellosen z. B. die Brachiopoden und unter den Wirbelthieren in vorzüglicher Weise die Haie beweisen. Im Hinblick hierauf erscheint es mir wahrscheinlich, dass die eigenthümliche Differenzierung des Wirbelthiertypus durch einen tief einschneidenden Wechsel der Lebensbedingungen herbeigeführt ist, die Stammformen der Wirbelthiere also nicht auch schon schwimmende Meeresbewohner waren. Und gesetzt, sie wären es gewesen, wie will man sich ihre Bewegung mit unpaaren und mit paarigen Längsflossen zugleich vorstellen? Beide würden ihre Wirkung gegenseitig

aufheben: derartige Formen giebt es daher auch nicht trotz der unerschöpflichen Formenfülle schwimmender Meeresbewohner.

Es scheint mir, dass man die Entstehung zweier Paare von Extremitäten auf anderem Wege einfacher erklären kann. Wie sich bei den Arthropoden aus dem gleichartig segmentierten, annelidenartigen Körper Formen mit 4 und mit 3 Beinpaaren als grosse Klassen entwickelten, so kann man sich auch vorstellen, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere durch kriechende Bewegung zwei Beinpaare constant wurden. Dieser Entwicklungsprocess dürfte sich vielleicht sogar eher in der Luft, auf festem Boden als auf dem Boden des Meeres vollzogen haben. Wären die Vorfahren aber freie Schwimmer gewesen, dann hätte zum Schwimmen und Steuern, auch ein und zwar vorderständiges Extremitätenpaar genügt, wie dies die vorzüglichen Schwimmer, die Haie, beweisen, die ihre hintere Extremität dazu nicht benützen, ferner auch noch drastischer die Seehunde und die Cetaceen. Auch ein weiteres Moment möchte ich hier hervorheben, nämlich den Umstand, dass die ausserordentlich primitiv organisierten Selachier den Mund nicht terminal, sondern auf der Ventralseite haben. Für schwimmende Meeresbewohner ist das unstreitig nicht vortheilhaft, diesen muss eine vorderständige Mundöffnung das Erfassen von Nahrung wesentlich bequemer gestalten; deshalb finden wir diesen Zustand auch bei den übrigen meeresbewohnenden Wirbelthieren, ja sekundär auch bei einigen differenzierten Selachiern, wie *Selache* und *Rhinodon*, durchgeführt. Mit der Annahme, dass die Vorfahren der Wirbelthiere den Boden bewohnende Kriechthiere waren, würde dagegen die ventrale Stellung des Mundes ohne Weiteres in Einklang zu bringen sein; während man sich schwerlich wird vorstellen können, dass die raubgierigen Selachier ihre unvortheilhafte Mundstellung sekundär erwarben.

Auch die vielbesprochene dorsale Lage des Nervensystems giebt in diesem Sinne zu denken. Wir sahen oben, dass die terminal gestellten unpaaren Flossen das wesentlichste und primitivste Bewegungsorgan wasserbewohnender Wirbelthiere sind, wir werden es daher für phylogenetisch sehr alt halten müssen. Als das dorsale Nervensystem noch seine ursprünglich epidermale Lage hatte, konnten die Formen keine dorsale Flosse haben, und daraus ergiebt sich meines Erachtens auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass die Vorfahren der Wirbelthiere, als sie ihr Nervensystem so anlegten, wie wir es bei allen Vertebraten kennen, nicht im freien Wasser, sondern auf dem Boden lebten, wo sie einer Dorsalflosse nicht bedurften.

Unter den im Vorstehenden aufgestellten Gesichtspunkten würde ich für meine Person der Gegenbaur'schen Auffassung der Extremitäten unter den bisherigen Hypothesen den Vorzug geben. Aber Hypothesen werden solche Speculationen immer bleiben und sich schwerlich einmal zum Range einer

Theorie erheben, da, wie es scheint, weder die Palaeontologie noch die Embryologie jemals die Mittel haben wird, uns hier aus dem Labyrinthe der Möglichkeiten einen Ausweg zu eröffnen.

Die Betrachtungen, zu denen uns hier ein Gebiet der Embryologie Veranlassung gab, rechtfertigen vielleicht einige allgemeinere Bemerkungen über diesen Wissenszweig, der seinen Zwecken nach der Palaeontologie so nahe verwandt ist und mit derselben doch so selten in Beziehung gebracht wird.

Die höchste Aufgabe der Embryologie, welche auch stets von ihren Vertretern als letztes Ziel ins Auge gefasst wurde, bildet die Feststellung der Stammesgeschichte der Organismen. Dieses Ziel wird ermöglicht auf Grund der Beobachtung, dass das einzelne Individuum bei seiner ontogenetischen Entwicklung Phasen durchläuft, welche der Kreis stammverwandter Formen phylogenetisch durchlaufen haben muss. Auf der Treue der Wiederholung dieses Entwicklungsganges beruht die wichtigste Verwerthung embryologischer Beobachtungen

Ist nun diese Treue wirklich so gross, wie man im allgemeinen annimmt, so gross, dass alle die weitgehenden Schlüsse gerechtfertigt erscheinen, welche sich auf rein embryologischer Grundlage aufbauen? Beruhen Ergebnisse, wie wir sie oben als unrichtig hinstellen mussten, nur auf vereinzelten Missdeutungen, oder liegen diesen Erscheinungen allgemeinere, tiefere Ursachen zu Grunde? Um zu dieser Frage Stellung nehmen zu können, müssen wir einen Blick auf das Material werfen, welches der Embryologie vorliegt.

Wie alles in der organischen Welt nicht plötzlich geschaffen und fertig in seine Umgebung hineingesetzt wird, sondern sich aus sich selbst heraus entwickelt hat, so wird auch das einzelne Individuum erst durch einen inneren Entwicklungsprocess allmählich zu dem, was es als fertiger Organismus ist.

Wie und warum aus dieser Eizelle nur dieser und aus jener nur ein ganz bestimmter anderer Organismus hervorgeht, das zu verfolgen und zu beurtheilen ist unseren Sinnesorganen nicht möglich, aber wir wissen doch soviel sicher, dass organische Molecularverbindungen enorm complicirt sein können, und dass dieselben deshalb auch schon in einem winzig kleinen Zellraum die complicirtesten Mischungen und Dispositionen enthalten können. Chemie und Physik dürften hier jedenfalls mit allen ihren Gesetzen, die in ihren einfachsten Ausdrucksformen in der anorganischen Welt unseren Sinnen zum Theil verständlich werden, in complicirtester Weise in einander greifen. Das dürfen wir wohl sicher annehmen, ebenso wahrscheinlich dürfte dann

aber auch die Annahme sein, dass unsere Sinnesorgane und das darauf basierte Denkvermögen nicht ausreichen, um jene Erscheinungen im Einzelnen verfolgen und verstehen zu können.

Die nachstehenden Seiten sind deshalb auch keineswegs dem Wesen embryonaler Entwicklung gewidmet, sondern nur der Beurtheilung embryonaler Thierformen seitens der neueren Forschung. Wie man einen fertigen Organismus — eine Form — von sehr verschiedenen Gesichtspunkten aus beurtheilen kann, indem man namentlich die Form als solche morphologisch auffasst, oder aber dieselbe als formalen Ausdruck überkommener und übernommener Funktionen also biologisch betrachtet, so meine ich, kann man auch den embryonalen Thierformen von verschiedenem Standpunkt aus gegenübertreten. Im Allgemeinen nimmt man hier wohl einen rein morphologischen Standpunkt ein, indem man in den Entwicklungsphasen eines Embryo und zwar im Ganzen wie in seinen Theilen fast ausschliesslich die Formen phylogenetisch supponierter Vorfahren erblickt.

Die Entwicklung vom Ei zum fertigen Organismus verläuft unter sehr verschiedenen Bedingungen. Entweder ist der Embryo während seiner Entwicklung bis zum lebensfähigen Thier vollkommen abgeschlossen und daher dem Einfluss der Umgebung sowie dem Wechsel der Lebensbedingungen ganz oder grösstentheils entrückt, oder der Embryo ist bald nach seiner Loslösung vom Mutterindividuum zur selbstständigen Lebensthätigkeit gezwungen und damit auch den Einflüssen der Umgebung und ihres Wechsels unterworfen. Diese beiden Entwicklungsformen sind im Thierreich nicht streng von einander geschieden, so dass gewissen Abtheilungen dieser, anderen jener Ausbildungsgang eigenthümlich wäre. Es finden im Gegentheil hier alle erdenklichen Uebergänge zwischen beiden statt, und je nach den umgebenden Lebensverhältnissen wechselt der Entwicklungsmodus selbst innerhalb eng umgrenzter Verwandschaftskreise. Im Allgemeinen aber ergiebt sich als Gesetz, dass bei höher entwickelten Thieren die Embryonalentwicklung in grösserer Abgeschlossenheit erfolgt als bei niederen. Fragen wir uns nun, ob der hierauf beruhende Gegensatz nicht auch für die Beurtheilung von Embryonen von Bedeutung ist.

Jeder Thierkörper repräsentirt die Summe von zwei Factoren. Der eine ist die ideale Tendenz, welche nicht nur dem ganzen Organismus, sondern jedem seiner Theile innewohnen muss, im Tochterindividuum den elterlichen Organismus nachzubilden, der im einfacheren Falle aus einem, im complicierteren Falle von zwei Individuen gebildet wird. Der andere Factor sind die umgebenden Lebensbedingungen, mit denen das Thier durch seine Lebensthätigkeit in Beziehung tritt. In jenem Factor kommt das Princip der Vererbung, in diesem das der Anpassung zum Ausdruck. Mit welchen Werthen diese zwei

Factoren ineinander greifen, davon muss in jedem Falle das Resultat abhängig sein; je weitgehender ein Organismus den Lebensbedingungen und ihrem Wechsel Rechnung tragen muss, um so mehr wird der von den Eltern überkommene Stammtypus im einzelnen Falle modificiert werden.

Unter diesem Gesichtspunkt ergiebt sich ein fundamentaler Gegensatz zwischen einem lebensthätigen Körper und einem in völliger Abgeschlossenheit sich entwickelnden Organismus, d. h. also einem Embryo, während für die frei lebenden Larven in dieser Hinsicht die gleichen Gesetze wie für den fertigen lebensthätigen Organismus gelten. Betrachten wir daraufhin zunächst die Lebensbedingungen eines Embryo.

Eines der wichtigsten umgestaltenden Momente liegt für das lebende Thier in dem Gebrauch, bezw. Nichtgebrauch der Organe. Wenn ein solches bei einem Individuum besonders stark gebraucht wird, entwickelt es sich stärker, indem es durch Reiz auf den übrigen Körper eine gesteigerte Nahrungszufuhr in Anspruch nimmt und diese je nach Bedürfnis in bestimmter Richtung, woher der Reiz kommt, verwendet. Je früher und intensiver das Gebrauchsbedürfnis eintritt, um so früher wird jener Reiz wirken, der durchaus nicht von den animalen Organen direkt auszugehen braucht, sondern in Verhältnissen der individuellen Ernährung etc. seine Ursachen haben kann. Die Anlage bezw. Vervollkommnung wird demnach am Einzelindividuum um so früher erfolgen müssen, je früher und intensiver das betreffende Organ gebraucht wird, und im Laufe der Generationen gesteigert durch Vererbung und Zuchtwahl wird die Anlage schliesslich bereits im Embryonalleben erfolgen.

Hier aber hört die direkte Einwirkung der Function auf das betreffende Organ auf, hier handelt es sich nur noch um morphologische Vorbildung derselben für die Bedürfnisse des fertigen Thieres. Auf der anderen Seite wird ein Organ, welches nicht gebraucht wird, weniger Nahrungszufuhr beanspruchen, es wird also in jedem Individuum allmählich immer weniger gut entwickelt werden; gleichzeitig tritt die natürliche Zuchtwahl in Kraft und merzt die Individuen aus, welche durch ein unnützes Organ in der Ernährung und Verwerthung seiner übrigen Theile geschädigt sind. Am lebenden Thier verschwindet daher ein unnützes Organ, indem es im Laufe der Generationen in immer früheren Lebensphasen verkümmert. An der Grenze des activen Lebens und der embryonalen Existenz hört aber dieses regulierende Moment auf; ein unnützes Organ kann sich hier noch durch viele Generationen im Embryonalleben erhalten, während es am fertigen Thier längst ausgemerzt ist. Es sei hier erinnert an die Extremitäten der Blindschleichen und Schlangen, bei denen die Rückbildung im Leben in verschiedenen Phasen liegt, während sich am Embryo die Extremitätenanlage noch in normaler Weise erhält.

Infolge dieses Umstandes kann am Embryo die Tendenz zur Erhaltung ererbter Eigenschaften ungestört in Kraft bleiben. Wo wir nun solche Differenzierungen sehen, welche sich am abgeschlossenen Embryo einstellen, um später am fertigen Thier wieder zu verschwinden, da können wir sicher sein, dass wir es mit palingenetischen Erscheinungen zu thun haben. Auf diesem Gebiete finden wir denn auch die eclatantesten und, ich möchte sagen, klassischen Beispiele für palingenetische Bildungsvorgänge. Ich erinnere hier nur an die Kiemen- oder Schlundspalten bei dem menschlichen Embryo, an die Bildung des Fussskeletes beim Pferde, des Flügelskeletes beim Vogel, oder an die abdominalen Extremitäten von Insekten und Spinnen, Beispiele, in denen die Palingenese so klar in die Augen springt, dass wir über den hohen Werth diesbezüglicher Forschungen nicht einen Augenblick im Zweifel sein können.

Ein weiteres formänderndes Moment bei dem lebensthätigen Organismus ist das Bedürfnis nach der Correlation der Theile. Dieses Bedürfnis entwickelt sich aus dem Gebrauch und der Ernährung nebeneinander wirkender Organe. Wo diese Wirksamkeit nicht besteht, ist auch keine Correlation nothwendig. Während wir daher sehen, oder stets voraussetzen müssen, dass ein Organ phylogenetisch sich nicht einseitig vervollkommnet haben kann, ohne dass vor jedem weiteren Schritt der Differenzierung das weitere harmonische Zusammenwirken aller Theile gesichert war, so fällt dieses Moment bei der Entwicklung nicht lebensthätiger Embryonen fort. Hier können sich die Theile entwickeln, ohne Rücksicht auf einander zu nehmen, sie werden rein morphologisch entwickelt, und zwar die Theile um so früher und intensiver, je höher ihre morphologische und wahrscheinlich auch physiologische Bedeutung am lebensthätigen Thier ist. Infolge dessen sehen wir, dass an nicht lebensthätigen Embryonen sich die Theile ganz unabhängig von einander entwickeln, so dass ein Organ oft schon hoch specialisiert erscheint, während andere, die phyletisch an den lebensthätigen Thieren stets jenem entsprechend entwickelt sein mussten, noch nicht einmal in der ersten Anlage vorhanden sind. Aus diesem Grunde bieten die einzelnen Phasen eines abgeschlossen sich entwickelnden Embryo keine einheitlichen Bilder, welche man als phyletische Entwicklungsstadien des Typus betrachten könnte.

Ganz anders liegt der Fall bei denjenigen Embryonen, welche als Larven frei leben und also während ihres Entwicklungsganges dem Einfluss der Lebensbedingungen unterworfen sind. Diese müssen sich selbst ernähren und folglich in jedem Stadium ihrer Entwicklung einen lebensfähigen Organismus bilden, für welchen zum mindesten das Bedürfnis nach Correlation der Theile dauernd besteht. Hier reihen sich also lauter Entwick-

lungsphasen aneinander, welche die Vorfahren in ihrem phyletischen Entwicklungsgange durchlaufen haben können. Ob das in jedem Falle nothwendig bezw. berechtigt ist anzunehmen, ist freilich eine andere Frage. In der Tendenz der Vererbung liegt nur das Prinzip einer morphologischen Praeformierung: dass eine solche in dem Rahmen erfolgt, innerhalb dessen die Stammesentwicklung vor sich ging, ist wohl so gut wie selbstverständlich, denn dem einzelnen Individuum stehen als Operationsbasis nur die Mittel zur Verfügung, welche dem betreffenden Stamm- oder Formenkreise eigenthümlich sind. Wie aber das einzelne Individuum mit diesen Mitteln operiert, das wird, wie ich meine, sehr wesentlich abhängig sein von den zufälligen Einwirkungen der umgebenden Lebensverhältnisse. Dass sich bei nächst verwandten Formen, die unter verschiedenen Lebensbedingungen leben, hierin die grössten Verschiedenheiten finden, ist bekannt.

Von dem Prinzip der Vererbung ausgehend, müssen wir in dem Embryo einen plastischen Teig erblicken, aus welchem das fertige Individuum in möglichst bequemer Weise herausmodelliert wird, denn das Sparsamkeitsprinzip besteht überall in der organischen Entwicklung. Während sich also bei denjenigen Embryonen, welche sich in Abgeschlossenheit entwickeln, der Entwicklungsprocess möglichst vereinfacht oder, wie man zu sagen pflegt, phylogenetisch sehr abkürzt, wird ein frei lebender Embryo in jedem Entwicklungsstadium gezwungen, sich mit den jeweiligen Mitteln, die er hat, eine Existenz zu schaffen. Hierdurch wird er in seiner ideellen Entwicklungstendenz nicht gefördert, sondern inkommodiert, indem er fortwährend neue Ausgaben machen muss, und diese natürlich auf Kosten der Schnelligkeit und Einfachheit seines Entwicklungsprocesses. Während wir also bei frei lebenden Embryonen einen Entwicklungsgang finden, in welchem sich stets phylogenetisch mögliche Bilder aneinander reihen, haben wir doch andererseits hier niemals ein absolut sicheres Kriterium, dass Entwicklungsvorgänge frei von cänogenetischen Einwirkungen, also unverfälscht im Einzelnen palingenetisch sein müssen. Je einfacher eine solche Entwicklungsform ist, um so mehr wird sie durch einfache Prinzipien der Ernährung und der gesammten Lebensweise schematisiert werden. Es muss in den ersten Bildungsstadien die absolute Grösse der Einzelzelle einer Reproduction complicierter Bildungen aus Raummangel entgegenstehen.

Je weiter wir also in der ontogenetischen Entwicklung zurückgehen und je einfachere Gebilde uns entgegentreten, um so geringer wird die Möglichkeit sein, dass durch eine einfache Zellenanlage eine wirkliche Urform reproduciert wird. Zu den entgegengesetzten Auffassungen werden wir gedrängt,

wenn wir die phylogenetische Anlage von Organen verfolgen. Im Allgemeinen wird eine solche phylogenetisch nicht in einfacher Weise erfolgt sein, da dieselbe dem übrigen Körper Schwierigkeiten bereiten muss, bis die Correlation der Theile wieder hergestellt ist, und weil, solange bis dies geschehen ist, eine ruhige und bestimmte Entfaltung des neuen Organes nicht wohl denkbar ist. Während sich also der Entwicklungsprocess eines neuen Organes phylogenetisch im Allgemeinen sehr compliciert gestaltet haben muss, wird der entsprechende Process in der Ontogenie eines Individuums sich schon deshalb sehr einfach gestalten müssen, weil die erste Anlage morphologisch wichtiger Organe im Allgemeinen sehr früh erfolgt. Alle die complicierten Entwicklungs- und Correlationsvorgänge, unter denen die Bildung eines Organes im Stamme vor sich ging, müssen bei dem einzelnen Individuum um so mehr vereinfacht und schematisiert werden, je früher sie erfolgen.

Wie wir nun aber sehen, werden in der Embryologie gewöhnlich nur die frühesten Stadien untersucht, obwohl die Resultate dieser Forschungen sich in der Regel jeglicher Controlle entziehen, und die Behauptungen sich fast in allen Fällen kaum wahrscheinlich machen lassen. Es liegt ja an sich der Wunsch nahe, den Dingen möglichst auf den Grund zu gehen und gerade die ersten Anfänge der Entwicklung zu ergründen, aber man muss doch auch fragen, ob solche Forschungen einen nennenswerthen positiven Erfolg bieten können. Wir schneiden für diese Studien einen Abschnitt aus dem Entwicklungsgange heraus, und es fragt sich doch nach Alledem sehr, ob wir mit dem Herausgreifen gerade des ersten Abschnittes einen glücklichen Griff gethan haben. Statt dass wir den Knäuel von aussen aufknüpfen, haben wir uns den Anfang des Fadens aus der Mitte herausgeholt und suchen nun von diesem aus den Knoten zu lösen.

Wie anders liegt dagegen der Fall, wenn man von dem fertigen Thier ausgeht, welches man auch physiologisch beurtheilen kann, und nun ontogenetisch die dem fertigen Zustand nächstliegenden Stadien verfolgt. Eine derartige Untersuchung würde sich allerdings in mehrfacher Hinsicht schwieriger gestalten, als es die bisher üblichen sind. Erstens ist die Untersuchungsmethode eines weit entwickelten Thierkörpers bedeutend schwieriger als die Beurtheilung eines einfach gebauten und wegen seiner geringen Grösse leicht zu schneidenden Embryos. Ferner sind infolge der allgemeinen Ueberproduction von Eiern, diese meist leichter und in grösserer Menge zu erlangen als weit vorgebildete Embryonen, und schliesslich verlangt eben das Studium dieser letzteren eine genaue Orientierung über die diesbezüglichen Forschungen in vergleichend anatomischer und palaeontologischer Hinsicht. Würden aber diese Unbequemlichkeiten nicht gescheut werden, dann würden

die embryologischen Studien unzweifelhaft zur Klärung der Stammesgeschichte unendlich viel beitragen, und es würde nicht der Fall eintreten können, dass ein Embryologe, in gänzlicher Missachtung der Ergebnisse auf verwandten Forschungsgebieten, dazu kommt, den in Wahrheit differenziertesten Typus der Wirbelthierextremität als den ursprünglichsten hinzustellen.

Aber obwohl man glauben sollte, dass die Wucht solcher unzweideutigen Thatsachen jede damit im Widerspruch stehende Annahme im Keime ersticken müsste, sehen wir doch, dass meistens gerade seitens der Embryologen, welche ihre höchste Aufgabe in der Feststellung der Stammesgeschichte erblicken, die positiven Daten derselben mit einer Nichtachtung behandelt werden, welche eigentlich dem Wesen wissenschaftlicher Forschung vollkommen widerspricht. Wenn irgend eine Wissenschaft mit der Palaeontologie in engster Fühlung stehen sollte, so muss dies meines Erachtens die Embryologie sein.

Es wird vielfach und fast mit einem gewissen Eifer in embryologischen Kreisen die Ansicht vertreten, dass das palaeontologische Material nur einen geringen entwicklungsgeschichtlichen Werth habe. In Hinsicht auf diejenigen Forschungen, deren Ziel die Feststellung der ersten Anfänge von Differenzierungen ist, mag dies in gewissem Sinne Geltung haben, denn die ersten Stammformen von Thierkreisen oder Organen werden wir in der Palaeontologie schon deshalb im Allgemeinen nicht erwarten dürfen, weil die primitivsten Entstehungsvorgänge abgeschlossen sein werden, ehe eine fossil erhaltungsfähige und klar zu deutende Skeletbildung eintrat. Wenn wir nun aber im Hinblick auf die Bedenken, die den letztgenannten embryologischen Studien entgegenstehen, schrittweise vorgehen und den Knäuel von aussen zu lösen versuchen, dann erhalten die Daten der Palaeontologie auf vielen Gebieten eine hochwichtige Bedeutung.

Wir müssen ja zwar vom rein theoretischen Standpunkte sagen, dass auch jede uns vorliegende fossile Form nicht einen Punkt der Stammesgeschichte darstellt, sondern nur einen Vertreter einer Entwicklungsrichtung, die sich im Einzelnen mehr oder weniger weit von dem Typus der Phylogenese entfernt haben muss.

Denn eine organische Form repräsentiert in jedem Falle ein Ideal, welches durch Hindernisse nur in unvollkommener und in jedem Falle verschiedener Weise in Wirklichkeit umgesetzt wurde. Wir können also auch den Fossilien nicht ansehen, ob sie ein Stück der Stammesgeschichte unverfälscht zum Ausdruck bringen, aber wir können doch ein unendlich reiches Material von Thatsachen aus der Organisation der fossilen Formen entnehmen. Denn auch unter jener Beschränkung können wir unzähligen fossilen Thierformen eine zwingende Beweiskraft in stammesgeschichtlicher Hinsicht nicht

absprechen — eine *Archaeopteryx* beweist unwiderleglich, dass die Vögel von den Reptilien sich abgezweigt haben, und derartige Fälle giebt es viele. Dazu kommt noch ein weiterer Factor. Betrachten wir den genetischen Zusammenhang der Organismen, so erscheint die Summe von Merkmalen, welche eine einzelne Form aufweist, nicht als etwas konstantes, sondern als ein Durchgangsstadium, dem andere vorangingen und andere folgten oder folgen werden, als eine Summe, in welcher jeder Factor einer schnelleren oder langsameren Veränderung unterworfen ist.*)

Unter diesen Gesichtspunkten wird einer einzigen fossilen Form oft mehr Bedeutung zukommen als einer grossen Anzahl lebender, aber nahe verwandter Arten, ja sogar höherer systematischer Einheiten. Denn während diese letzteren bisweilen, trotz ihrer Menge, nur ein eng umgrenztes Stück des Entwicklungsweges repräsentieren, den der grössere Kreis stammverwandter Typen eingeschlagen hat, kann eine einzelne fossile Form oft eine grosse Lücke in der Kenntnis jenes Entwicklungsganges ausfüllen, dessen Feststellung die Grundlage einer naturgemässen Systematik bildet.

Die fossilen Formen lassen sich allerdings nur nach den Skelettheilen beurtheilen, aber dies beeinträchtigt ihren Werth nur wenig. Denn es hat sich noch bei allen Abtheilungen der Wirbelthiere das Skelet als dasjenige Organ erwiesen, in welchem die Merkmale und die Verschiedenheiten der Organismen am klarsten und festesten zum Ausdruck kommen. Und wäre dies selbst in viel geringerem Maasse der Fall, so würden wir in der Stammesgeschichte und Systematik doch den Hauptwerth auf den Skeletbau legen müssen, weil eben von den Ahnen der heutigen Thiere nur diese Theile erhalten sind. Wenn wir schliesslich bei dem Studium der Skelete ausser deren Morphologie auch ihre Histologie zu Rathe ziehen, so werden wir, bei der phylogenetischen Bedeutung gerade dieses letzten Factors**) einen wesentlichen Irrthum in der Beurtheilung fossiler Formen kaum zu gewärtigen haben.

Was nun die fossilen Reste von Selachiern anbetrifft, so ergänzen sich dieselben unter einander in einer sehr glücklichen Weise. Von einer ganzen Anzahl von Lokalitäten und aus den verschiedensten Schichten liegen uns zahlreiche vollständige Skelete vor, während isolierte Hartgebilde des Exoskelets in allen Formationen vom Devon an die weiteste Verbreitung haben. Indem wir nun zur sicheren Beurtheilung der letzteren gezwungen sind, alle ihre morphologischen und histologischen Eigenschaften auf das genaueste zu

*) Man vergleiche hier auch, was Koken in der Einleitung seiner Arbeit: Ueber die Entwicklung der Gastropoden vom Cambrium bis zur Trias gesagt hat. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie 1889, Beilage-Band VI, pag. 311.

**) Jaekel: Ueber mikroskopische Untersuchungen im Gebiet der Palaeontologie. Ebenda 1890.

untersuchen, bieten uns die vollständigen erhaltenen Skelete anderer Lokalitäten die Möglichkeit, die bei jener Untersuchung gewonnenen systematischen und phylogenetischen Gesichtspunkte auf ihren thatsächlichen Werth zu prüfen.

Ein Umstand erschwert allerdings oft die Combination der einzelnen Skelettheile und der ganzen Skelete, dass man die ersteren sozusagen nur in einer gewissen Grösse und die letzteren nur in einer gewissen Kleinheit kennt. Selachierskelete die länger als einen Meter wären, sind kaum aus den Erdschichten heraus gefördert worden, während Hartgebilde, wie Zähne und Schuppen, gewöhnlich erst dann eine dem Sammler auffallende Grösse erreichen, wenn sie von erheblich grösseren Individuen stammen. Doch wenn auch die mit dem Alter wechselnde Morphologie der Theile bisweilen zu rathen aufgiebt, so löst doch in der Regel die Histologie ohne Weiteres das Räthsel.

Ich bin mir der Unzulänglichkeit und Oberflächlichkeit der vorliegenden Untersuchungen voll bewusst und leider auch überzeugt, dass bei dem Wunsch, alles Wichtige aus den Nachbargebieten der Palaeontologie heranzuziehen, manche falsche Auffassung, mancher Irrthum sich in die Darstellung eingeschlichen haben mag. Wenn ich die Arbeit trotzdem, so wie sie ist, aus den Händen gebe, so geschieht es in der Hoffnung, dass dem ehrlichen Bestreben, die gerade hier in den verschiedenen Wissenszweigen weit auseinander gezerrten Fäden wieder zu vereinen, eine gewisse Anerkennung und Nachsicht nicht versagt werden wird.

Wenn ich das, was ich selbst bei Ausarbeitung der vorliegenden Untersuchung gelernt habe, kurz zusammenfassen soll, so liegt es darin, dass ich zum Verständnis der Morphologie der Thiere deren Lebensfunctionen und Lebensbedingungen mehr Rechnung zu tragen suchte, als dies im Allgemeinen geschieht. Wir stehen noch viel zu sehr unter dem Zeichen rein systematischer Morphologie. Wir fassen noch viel zu sehr die verschiedenen Formen als solche auf und unterschätzen das Prinzip der organischen Welt — die Lebensthätigkeit. Die lebensthätigen Organismen in allen ihren Individuen, und diese in allen ihren Theilen leben vielmehr, als wir im Allgemeinen in unseren Auffassungen zum Ausdruck bringen. Wir unterschätzen den Begriff der Lebensthätigkeit als formgebendes Moment und messen der starren Form des todten Thierkörpers viel zu hohe Bedeutung bei. Nicht nur ein Formentypus, sondern jedes Individuum und alle seine einzelnen Theile sind eben das Resultat zweier Factoren — der ererbten Form und der umgebenden Lebensverhältnisse. Die erstere wird zu einem plastischen Teig unter der formenden Hand der letzteren. Nur wo diese letzteren in

engem Raum und kurzer von uns übersehbarer Zeit sich gleich bleiben, nur da erhält eine Form Dauer und Werth. In der phylogenetischen Reihe erscheint demnach die einzelne Form nur als der momentane Ausdruck andauernd zusammenwirkender Functionen. Chemische, mechanische und vielleicht noch manche Verhältnisse, die wir nicht beurtheilen können, haben in den Organismen und in deren kleinsten Theilen eine solche Complication erfahren, dass auch die leiseste Änderung in der Umgebung auf den Organismus wirken muss — auf diese Wirkungen muss er reagieren, oder durch sie in seiner Existenz bedroht werden, wenn er sich ihnen nicht zufällig durch die Flucht entziehen kann. Die Reaction selbst muss im einzelnen Falle so mannigfaltig sein, wie die Körper im Einzelnen verschieden compliciert sind; unter tausend Individuen reagieren nicht zwei auf gleiche Art. Dies Alles bringt überall Leben in die Form. Wir müssen viel mehr Physiologen und Biologen werden, besonders da, wo wir die Veränderungen der Formen zum Ziel unseres Studiums machen.

Zu aufrichtigem Danke bin ich zahlreichen Fachgenossen verpflichtet, welche mich über Organisationsverhältnisse der lebenden Formen unterrichteten. Ich statte diesen Dank namentlich ab den Herren Carl Heider, Hilgendorf, E. Korschelt und Fr. Eilh. Schulze hierselbst.

Die Selachier des Monte Bolca.

Unter denjenigen Lokalitäten, an welchen ganze Skelete fossiler Haifische gefunden worden sind, nehmen die eocänen Kalkschiefer des Monte Bolca in Ober-Italien den ersten Rang ein. Mit diesem Fundort lassen sich hinsichtlich des Vorkommens von Selachiern nur vergleichen die oberjurassischen Kalkschiefer von Solenhofen und Cirin und die oberecretaceischen Fischschiefer des Libanon.

Es liegt auf der Hand, dass besonders günstige Bedingungen dazu gehören mussten, um den Körper eines Selachiers bei der Verwesung im ursprünglichen Zusammenhang zu erhalten. Wir wissen, dass in tieferen Meerestheilen der chemischen Auflösung der einzelnen Kalktheile nur die

dicken compakten Zähne widerstehen, dass nur diese nach dem Zerfall des Cadavers auf den Meeresboden gelangen. Andererseits genügt jedenfalls eine ganz leichte Bewegung des Wassers, wie sie durch Ebbe und Fluth oder durch eine Meeresströmung bewirkt wird, das knorpelige Skelet eines Selachiers bei seiner Verwesung zu zerstreuen und die einzelnen Hartgebilde in ihre Bestandtheile zu zerlegen. Wir werden also annehmen müssen, dass, wo ganze Skelete von Knorpelfischen erhalten sind, ihre Ablagerung in einem mässig tiefen, ruhigen Wasserbecken erfolgt war. Mit dieser Auffassung steht auch die Zusammensetzung der sonstigen Fauna der betreffenden Ablagerungen im Einklang.

Was nun im Besonderen die Schichten von Monte Bolca anbetrifft, so ist zunächst deren geologisches Alter durch die Untersuchungen von de Zigno, Suess und Bayan als eocän festgestellt worden, und die Auffassung, dass dieselben in dieser Etage einen mittleren Horizont einnehmen, wird durch die später besprochenen Arten von Selachiern bestätigt. Die fischführenden Schiefer sind helle, etwas röthlich gelb, oder matt blaugrau gefärbte Plattenkalke, die früher als Schiefer verwendet und in grossem Maassstabe gebrochen wurden. Die besseren Verkehrsmittel der neueren Zeit haben dieses Material entwerthet, und so sind die Brüche verfallen und verwachsen, derart, dass gegenwärtig nur noch einige Bruchstellen von den Lokalsammlern offen gehalten und gelegentlich ausgebeutet werden. Unter diesen Umständen war ein kurzer Besuch der Lokalität seitens des Verfassers nicht dazu angethan, neue Gesichtspunkte über die Lagerungsverhältnisse zu schaffen.

Die Erhaltung und die Zusammensetzung der Fauna, besonders auch das an einigen Stellen nicht seltene Vorkommen von Landpflanzen, namentlich grossen Palmen, machen es in hohem Grade wahrscheinlich, dass jene Kalkschichten sich in einem seichten, ruhigen Meeresbecken bildeten, welches durch keine Brandung erregt wurde, und an dessen Ufern sich eine tropische, oder wenigstens subtropische Vegetation fand. Der rein marine Charakter der Fauna erhellt andererseits schon aus der Anwesenheit der Carchariden, während die zahlreichen und wohl erhaltenen Landpflanzen von einer nahen Küste eingeschwemmt sein müssen. Eine Umrahmung der Bucht von Korallenriffen würde obige Verhältnisse und zugleich die Zusammensetzung mächtiger Sedimente aus dichtem, kohlensauren Kalk vielleicht am Einfachsten erklären.

Unter den Fischen treten zwar die Selachier gegenüber den Teleostiern numerisch ausserordentlich zurück; dadurch aber, dass mindestens 14 Arten von Selachiern durch vollständige Skelete vertreten sind, wird diese Fundstelle zur reichsten in dieser Hinsicht. Namentlich unerreicht ist dieselbe

durch das Vorkommen sehr verschiedener, zum Theil ganz auffallend grosser Rochen, während die spindelförmigen Haie nur durch wenige Arten vertreten sind. Auffallend und in hohem Maasse bemerkenswerth ist schliesslich der Unterschied der durchaus tropischen Selachierfauna des Monte Bolca gegenüber der des jetzigen Mittelmeeres.

Das Material aus den Kalkschiefern des Monte Postale bei Bolca ist ein äusserst kostbares, da von der Mehrzahl der Formen nur je ein Exemplar bekannt geworden ist, und einige der hier gefundenen Arten überhaupt die einzigen fossilen Vertreter ihrer Gattungen bezw. Familien sind.

Das weitaus bedeutendste Material von Selachiern des Monte Bolca enthält das Museum Gazola in Verona. In demselben befinden sich namentlich der prachtvolle und bis jetzt einzige vollständige Myliobatide, ferner zahlreiche Trygoniden, besonders die fast 1 m grossen Scheiben von *Urolophus*, ferner die beiden Tafel VII und VIII abgebildeten Exemplare von Carchariden. Eine von Volta aus dem Museum Gazola beschriebene Riesenform, die früher als Torpedinide gedeutet wurde, war leider während meiner 14 tägigen Anwesenheit daselbst nicht mehr aufzufinden.

Eine reiche Sammlung besitzt ferner das palaeontologische Kabinet der Universität Padua, wo sich als Unicum die Tafel V abgebildete *Narcine* befindet, ferner die Academie in Verona. Die Sammlung des Herrn Marquese di Canossa in Verona bewahrt unter anderem ein vortreffliches Exemplar von *Platyrhina*, welches irrthümlich zu *Torpedo* gestellt worden war. Im Hofmuseum zu Wien sind zwei Exemplare von besonderer Bedeutung, die Originale zu Heckel's *Trygonorhina de Zignii* und *Urolophus princeps*. Das genannte Museum verdankt diese Exemplare dem inzwischen verstorbenen Barone de Zigno in Padua, welcher mir bei meinem Besuch noch eine stattliche Anzahl werthvoller Originale zur Untersuchung überliess. Durch Napoléon I. wurde von seinem italienischen Feldzuge die ursprüngliche Sammlung Gazola nach Paris gebracht, wo dieselbe gegenwärtig in der palaeontologischen Sammlung des Jardin des Plantes aufbewahrt wird. In derselben sah ich je ein Exemplar eines Carchariden und zwei von Trygoniden. Eine Doppelplatte mit *Platyrhina* besitzt auch das Museum für Naturkunde zu Berlin, und eine Platte mit einem grossen *Trygon* fand ich bei dem Händler Herrn Ward in Rochester im Staate New-York. Ein kleiner Scyllide, welcher von Gorjanović-Kramberger beschrieben wurde, befindet sich im Museum in Agram.

Das genannte Material, mit Ausnahme des letztgenannten Stückes, habe ich durch das freundliche Entgegenkommen der betreffenden Besitzer, bezw.

Museumsvorstände überall persönlich untersuchen können, und bin ich dafür nachstehenden Herren zu aufrichtigstem Danke verpflichtet: Den Herren Geheimrath Prof. Beyrich in Berlin, Marquese di Canossa in Verona, Prof. Dr. Fuchs in Wien, Prof. Dr. Gaudry in Paris, Conte Gazola in Verona, Cavaliere E. de Nicolis in Verona, Prof. Omboni in Padua, Dr. Wahner in Wien, Ward in Rochester und Barone de Zigno in Padua. Wie immer hatte ich mich auch bei diesem Aufenthalt in Ober-Italien der besonderen Liebenswürdigkeit und Unterstützung meines um die Geologie der Provinz Verona so hochverdienten Freundes Cavaliere E. de Nicolis zu erfreuen.

Zu besonderem Dank bin ich schliesslich verpflichtet den Herren Architect H. Dammmüller aus Dresden und Dr. Wahner in Wien, die die grosse Freundlichkeit hatten, mir zur Herstellung der Tafeln die nöthigen photographischen Originalaufnahmen in Verona und Padua bezw. in Wien zu machen. Die Tafeln selbst wurden durch Photogravure in der Kunstanstalt von Meisenbach, Riffarth & Co. in Berlin hergestellt.

Dadurch, dass Herr Prof. Omboni in Padua die grosse Güte hatte, mir die werthvollen Tafeln zu leihen, welche vor längerer Zeit von einem Künstler unter Leitung Molin's in Padua in meisterhafter Ausführung und gewissenhaftester Treue angefertigt worden waren und sich gegenwärtig im Besitz des geologischen Institutes der dortigen Universität befinden, war ich in den Stand gesetzt, noch einige Abbildungen in den Text zu bringen, welche nach jenen Tafeln durch Zinkotypie hergestellt wurden. Dieselben werden deshalb nicht unwillkommen sein, weil sie einige bisher noch nicht abgebildete Originale darstellen.

Die nicht unbedeutende Mühe, das sehr zerstreute Material persönlich zu untersuchen und so wenigstens indirect mit einander vergleichen zu können, schien von vornherein gerechtfertigt einerseits durch den hohen Werth der Stücke namentlich in stammesgeschichtlicher Beziehung und andererseits durch die fast beispiellose Verwirrung, in welcher sich die Litteratur und Nomenclatur dieser ausserordentlich wichtigen Objecte befand. Bedurfte doch nicht nur fast jede Gattungsbezeichnung einer mehr oder weniger bedeutenden Änderung, sondern wurden doch selbst ein und dieselben Thierformen noch heute unter ganz verschiedenen Gattungen geführt. Es mochte dies darin seinen Grund haben, dass das Material in der geschilderten Weise weit zerstreut war und den einzelnen Darstellern immer nur eine beschränkte Anzahl von Stücken vorlag.

Während so auf der einen Seite die hohe wissenschaftliche Bedeutung der Objecte zahlreiche Palaeontologen und Zoologen zu kleineren oder grösseren Publicationen anlockte, war auf der anderen Seite die Zerstreuung des Materials und die Unmöglichkeit, die werthvollen Platten zur Untersuchung in eine Hand zu bekommen, die Ursache, dass keiner jener Autoren eine kritische Revision des vorher beschriebenen Materials unternahm. Hierzu kommt, dass einige der wichtigsten Arten nur kurz beschrieben, aber nicht abgebildet wurden.

Die erste, nach unseren heutigen Begriffen wissenschaftliche Beschreibung von Fischen des Monte Bolca bringt das hinsichtlich der Zeit seines Erscheinens, seiner Ausstattung und Durcharbeitung bewunderungswürdige Werk Volta's, die im Jahre 1796 erschienene Ittiolitologia Veronese. In diesem, mit prächtigen Tafeln geziertem Werke sind einige Selachier bereits so vortrefflich abgebildet, dass der Identitätsnachweis der beschriebenen Arten keinerlei Schwierigkeit bereitet. Leider entsprechen die Bezeichnungen und Beschreibungen naturgemäss unseren heutigen systematischen Anforderungen nicht vollständig, so dass diese ersten Benennungen der Formen in der Nomenclatur zum Theil keine Berücksichtigung finden konnten. Schon hierdurch war der erste Anlass zu verwirrender Synonymie gegeben, zumal die späteren Autoren sich meist damit begnügten, die Volta'schen Bezeichnungen durch andere zu ersetzen, ohne neuere Beschreibungen oder gar Abbildungen der betreffenden Formen zu geben.

De Blainville*) beschrieb vom Monte Bolca unter anderen auch einige Selachier und später gab L. Agassiz**) ein Verzeichnis der Fische des Monte Bolca ohne aber seine neuen Namen zu begründen. Die Autorität des letztgenannten Autors in palaeontologisch-ichthyologischen Dingen hat aber jenen Namen Agassiz's in die Litteratur Eingang verschafft, obwohl dieselben nach den Regeln der Nomenclatur auf Geltung keinen Anspruch haben können. Sie finden sich citiert bei Giebel, Pictet und anderen und sind später auch zum Theil von Zigno übernommen worden.

Einige sehr werthvolle Beiträge zur genaueren Kenntnis unserer Fische lieferte der Wiener Zoologe und ausgezeichnete Kenner der lebenden Fischfauna J. Heckel.***) Im Jahre 1851 besprach er in einem Reisebericht die Sammlungen von Fischen des Monte Bolca und berichtete über einen Besuch der Fundstelle. Dieser anschauliche und bisweilen mit liebenswürdigem

*) Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle. Vol. XXVII. 1818. Ichthyologie pag. 32.

**) L. Agassiz: Poissons fossiles. III. pag. 382. IV. pag. 38.

***) Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1851. Bd. VII. pag. 281 bezw. pag. 316.

Humor gewürzte Bericht enthebt den Verfasser der Verpflichtung, auf seinen eigenen Besuch der Fundstelle vom Monte Bolca und der Sammlungen in Verona und Padua einzugehen, da sich an den von HECKEL geschilderten Verhältnissen so gut wie nichts geändert hat. Wort für Wort könnte ich jenen Bericht HECKEL's als den meinigen ausgeben, wenn ich hinzufüge, dass sein damaliger Führer, Herr MASSALONGO, mich nicht nach Bolca begleitete, und der Herr Marquese DI CANOSSA mir die Ehre und Freude bereitete, seine werthvollen Schätze persönlich zu zeigen. Leider hat HECKEL über die Formen, die er damals in den Sammlungen studiert hatte, nur einige kurze Bemerkungen veröffentlicht, die mehr zu Missverständnissen als zu einer Klärung führten. Einige Jahre darauf aber beschrieb er eingehend zwei Rochen, welche in einer grösseren Sammlung dem Hofmuseum in Wien von Barone DE ZIGNO überwiesen worden waren. Leider waren diesen Beschreibungen keine Abbildungen beigegeben, so dass die Identificierung der betreffenden Arten mit anderen Exemplaren erst nach dem Studium der betreffenden Originale möglich war.

Den gleichen, zuletzt genannten Mangel besitzen die Beschreibungen einiger Selachier vom Monte Bolca seitens RAPH. MOLIN's, des damaligen Directors jener Sammlungen in Padua, welcher die Beschreibung verschiedener Rochen und Haie gab und unter Anderem auch mehrere neue Genera auf Grund von Exemplaren des Monte Bolca aufstellte.**)

Bis in die neueste Zeit hinein hat dann der kürzlich verstorbene Barone DE ZIGNO eine Reihe interessanter Beiträge zur Litteratur über die Fische vom Monte Bolca geliefert und namentlich eine Anzahl Rochen beschrieben und abgebildet.***) Leider standen ihm nicht die zoologischen Kenntnisse zu Gebote, welche die Arbeiten der vorher genannten Autoren aus-

*) l. c. 1853. Bd. XI, pag. 122.

**) Primitiae Musei Archigymnasii patavini. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1860. Bd. XXXX, pag. 582. — De Rajidis tribus bolcanis. Ebenda 1861. Bd. XXXXII, pag. 576.

***) A. DE ZIGNO: Annotazioni paleontologiche. Pesci fossili nuovi del calcare eoceno dei Monti Bolca e Postale. Memorie del R. Istituto veneto di science, lettere ed arti. Vol. XVIII. 1874. pag. 226.

— — Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874.

— — Annotazione paleontologiche. Aggiunte alla ittiologia dell' epoca eocena. Memorie del R. Istituto veneto di science, lettere ed arti. Vol. XX. 1878.

— — Annotazione paleontologiche. Nuovi aggiunte alla fauna eocena del Veneto. Ebenda. Vol. XXI. 1881.

— — Sopra uno scheletro fossile di Myliobates esistente nel Museo Gazola in Verona. Ebenda. Vol. XXII. 1885.

— — Sur une nouvelle espèce fossile de Myliobates. Extrait du compte rendu de la 3me session du Congrès géologique international. Berlin 1885.

zeichnen, sodass sich Verfasser mehrfach genöthigt sah, seine Bestimmungen und Beschreibungen in wesentlichen Punkten abzuändern.

Schliesslich hat GORJANOVIĆ-KRAMBERGER, wie erwähnt, die Beschreibung und Abbildung eines Scylliden geliefert.

Ausser den genannten haben, was bei der auffallenden Schönheit dieses Materials nicht wunderbar ist, auch zahlreiche andere Autoren die hier zu behandelnden Formen erwähnt, ohne aber eine ausreichende Beschreibung oder auch nur kritische Zusammenstellung der älteren Nomenclatur zu geben.

Ich habe von diesen Verzeichnissen, welche gewöhnlich nur Namen enthalten, in dem systematischen Theil dieser Arbeit nur ausnahmsweise Notiz genommen, da es in den meisten Fällen unmöglich war, die angeführten Namen mit bestimmten Exemplaren oder Arten zu identificieren. Einige werthvolle kritische Bemerkungen zu der Selachierfauna des Monte Bolca finden sich hingegen in dem ersten Band des Katalogs der fossilen Fische des British Museum von A. SMITH WOODWARD.*) Derselbe hat namentlich gegen den systematischen Werth einiger Gattungen, wie *Anacanthus* und *Alexandrinum* berechtigte Zweifel geäussert.

Die hohe Bedeutung, welche die Mehrzahl der im Folgenden behandelten Formen vom Monte Bolca für die Phylogenie der jüngeren Selachier haben, veranlasste mich, diesen Fragen besondere Beachtung zu schenken. Dadurch erfuhr die Arbeit eine wesentliche Erweiterung, welche durch den Werth des behandelten Materials gerechtfertigt sein dürfte, und welche, wie ich hoffe, zur Klärung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der jüngeren Selachier, namentlich der Rochen, einen nicht unwillkommenen Beitrag liefern wird.

Ueber die im Folgenden zunächst zu besprechenden Rochen werden einige allgemeine Bemerkungen am Platze sein, da sich der Verfasser genöthigt sah, in mehrfacher Hinsicht von der bisherigen morphologischen und systematischen Beurtheilung derselben abzugehen.

*) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part I. London 1889.

Die Rochen.

Auf den nachstehenden Blättern sind die sogenannten Rochen oder *Batoidei* behandelt, deren Eigenschaften gegenüber den Haien von GÜNTHER folgendermaassen präcisiert wurden: „Kiemenspalten ventral. Bei einigen wenigen Gattungen ist der Körper noch haiartig, aber dorsoventral abgeplattet, bei den typischen Gattungen infolge der immensen Entwicklung der Brustflossen breit scheibenförmig mit einem dünnen Schwanz. Spritzlöcher stets vorhanden. 5 Paar Kiemenspalten. Keine Analflosse; Dorsalflossen, wenn vorhanden, auf dem Schwanz.“

Wenn wir die genannten Merkmale auf ihre Bedeutung für den Organisationstypus prüfen, so müssen wir zunächst diejenigen als unwesentlich bei Seite setzen, welche sich als sekundäre Folgeerscheinungen anderer erweisen. Nur die Ermittelung derjenigen Eigenschaften, welche nicht durch Correlationsverhältnisse bedingt sind, selbst aber wichtige Umgestaltungen des Körpers im Gefolge hatten, können uns den Weg zeigen, auf welchem sich ein Formenkreis von dem normalen Stammtypus entfernte und neue Bahnen der Differenzierung einschlug.

Wenn wir daraufhin die oben genannten Merkmale durchgehen, so sehen wir sofort, dass dem steten Vorhandensein von Spritzlöchern bei Rochen eine besondere Bedeutung nicht zukommen kann, weil unter den sämmtlichen Selachiern überhaupt nur die eine Familie der Carchariden die Spritzlöcher rückgebildet hat. Ähnliches gilt von dem Vorhandensein von 5 Paar Kiemenspalten, da sich auch bei den meisten Haien die gleiche Anzahl findet, und wir unbestritten annehmen müssen, dass ursprünglich bei den Selachiern eine grössere Zahl von Kiemen vorhanden war. Der Umstand, dass man auch bei *Torpedo*-Embryonen noch die Anlage einer sechsten Kieme fand, beweist, dass dem Vorhandensein von 5 Spalten bei Rochen eine primäre phyletische Bedeutung nicht innewohnen kann. Auch den Mangel einer Analflosse theilen die Rochen mit primitiv gebauten Haien, wie den Spinaciden und mit *Squatina*. Dass ihre Dorsalflossen „wenn vorhanden, auf dem Schwanz“ stehen, ist erstens nicht für alle Rochen zutreffend, insofern bei *Rhynchobatus* die Insertionsstelle der vorderen Rückenflosse noch vor der Beckenflosse liegt, zweitens würde dieses Merkmal, auch wenn es durchgreifend wäre, keine charakteristische Eigenschaft der Rochen sein, da sie auch den Scyllien und besonders *Squatina* zukommt.

Sehen wir also zunächst von diesen Eigenschaften ab, so bleiben für die Rochen zwei als charakteristisch übrig, die ventrale Lage der Kiemenspalten und die dorso-ventrale Abplattung des Körpers. Auf die erstere dieser beiden Eigenschaften wurde in systematischer Hinsicht der ent-

scheidende Werth gelegt, mit Rücksicht darauf, dass der Körper der Pristiden im Allgemeinen haiförmig ist, die scheibenförmige Gestalt also keine durchgreifende Eigenschaft der Rochen ist.

Was die Lage der Kiemenspalten betrifft, so machen sich, wie ich an anderer Stelle*) ausführlicher nachzuweisen suchte, innerhalb der Selachier allerdings verschiedene Ausbildungsformen geltend, insofern sich von einem primitiven Zustand zwei verschiedene Entwicklungszustände ableiten lassen. Als primitiv müssen wir das Vorhandensein von 7 langen, vor der Brustflosse liegenden Kiemenspalten betrachten, wie wir es bei Notidaniden antreffen; dieses Verhalten ist bei Spinaciden und Lamniden nur insofern modificiert, als sich die Zahl der Kiemen auf 5 verringert hat. Erst von diesem Entwicklungszustand aus tritt bei der Weiterbildung eine Divergenz ein, indem bei den jüngeren, im Allgemeinen höher organisierten, spindelförmigen Haien die Kiemenspalten rückwärts zum Theil über die Brustflosse, bei den abgeplatteten Selachiern aber auf die Unterseite der Brustflossen rücken. Wollte man also eine Eintheilung der Selachier auf Grund der Kiemenanordnung vornehmen, so müsste man naturgemäss drei Typen unterscheiden, einen ursprünglichen und zwei nach verschiedenen Richtungen differenzierte. Während also die bisherige Zweitheilung auf Grund der Kiemenspaltenlage im Prinzip unhaltbar ist, lässt sich auch keine der genannten Differenzierungsformen für die Rochen ausschliesslich als charakteristisch bezeichnen, da, wie ich an der genannten Stelle nachwies, auch bei *Squatina* die Kiemenspalten vollkommen wie bei den Rochen eine ventrale Position haben.

Wir sehen also, dass die Lage der Kiemenspalten die Rochen nicht als eine besondere Abtheilung der Selachier kennzeichnet, und es liegt auch auf der Hand, dass die Verlegung der Ausfuhröffnungen eines Organes unmöglich primärer Natur sein und den übrigen Organismus zu einschneidenden Änderungen veranlasst haben kann. Es bleibt also schliesslich von den oben genannten Eigenschaften der Rochen nur diejenige übrig, welche immer in erster Linie als charakteristisch für die Rochen gegenüber den Haien galt:

Die Abplattung.

Wenn wir den Organismus einer Scholle mit dem eines normalen Teleostiers vergleichen, so erscheinen beide auf den ersten Blick nach einem gänzlich verschiedenen Plane gebaut, und da diese Pläne im Organismus vom Standpunkte der Correlation aus einheitlich durchgeführt sind, könnte man

*) Ueber die Kiemenstellung und die Systematik der Selachier. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin 1890. pag. 49.

einen Augenblick im Zweifel sein, ob nicht beide einander selbstständig gegenüber stehen, oder welcher von beiden als der ursprünglichere aufzufassen sei. Wenn wir dann etwas näher auf die beiderseitige Organisation eingehen, so sehen wir, dass die Unterschiede wesentlich nur in der äusseren Form liegen, und dass die Schollen in jeder anderen Hinsicht den Gadiden sehr nahe stehen. Finden wir nun eine Form unter den Schollen, bei welcher die Augen nicht jene sonst ganz ungewöhnliche Position auf der einen Körperhälfte haben, sondern, wie es bei *Psettodes erumei* der Fall ist, ein Auge seine normale Stellung wie bei typischen Teleostiern hat, während das andere genau auf der Rückenkante steht und also erst den halben Weg der Wanderung von der Unter- nach der Oberseite zurückgelegt hat, so ersehen wir daraus klar, dass sich in diesem Organisationsverhältnis die Schollen von normalen Teleostiern abgezweigt haben. Genau das Gleiche finden wir aber auch hinsichtlich der sonstigen Eigenthümlichkeiten der Schollen, wenn wir auch nicht in jedem Falle die einzelnen Stadien der Abänderung so klar verfolgen können. Es ergiebt sich also schon vom rein vergleichend anatomischen Standpunkt, dass die Schollen sich von den typischen Teleostiern abgezweigt haben. Zu dem gleichen Resultat führt uns die Phylogenie und die Ontogenie dieser Formen.

Die ersten fossilen Schollen begegnen uns im Tertiär und zeigen dort die Pleuronectiden-Merkmale noch nicht so scharf ausgeprägt wie die lebenden Formen. Noch klarere Belege für die späte Abzweigung der Schollen bietet uns ihre ontogenetische Entwicklung, ja sogar noch ihre Jugendstadien. Junge Pleuronectiden schwimmen noch wie viele andere seitlich comprimierte Teleostier, indem ihre dorsoventrale Axe senkrecht steht, und auch ihre Augen stehen noch normal zu beiden Seiten des Kopfes. Erst später legen sich die Thiere auf dem Boden auf die eine Seite, die nun zur farblosen Unterseite wird; das Auge dieser Unterseite rückt über den Rückenrand nach der Oberseite, das Maul stellt sich möglichst wagerecht, die Flossen werden zum Theil verlagert, und die wellenartige Schwimmbewegung des Körpers bildet sich stärker aus. Gehen wir zu früheren Entwicklungsstadien zurück, in denen jene Umformungen noch nicht begonnen haben, und die ursprüngliche Körperform sich noch unverändert erhält, so zeigen sich sogar ziemlich erhebliche Unterschiede zwischen verschiedenen Pleuronectiden, so dass man in Zweifel sein kann, ob sich nicht verschiedene Gadiden oder diesen nahe verwandte Formen zu Schollen umgebildet haben.

Über obige Auffassungen der Schollen können heut wesentliche Meinungsverschiedenheiten nicht mehr bestehen, aber es ist sehr interessant zu beachten, wie langsam sich diese jetzt herrschenden Anschauungen entwickelt haben. In der klassischen Eintheilung der Fische von Ray und Willughby

sehen wir, dass die Schollen oder Pleuronectiden als „*Plani*" allen übrigen Teleostiern als „*Non plani*" gegenübergestellt sind, in gleicher Weise wie von ihm unter den Selachiern die *Squali* als „*Longi*" den *Rajae* als „*Lati*" entgegengestellt sind. In den späteren Versuchen, den Formenreichthum der Teleostier zu gliedern, ist dem Kreise der Schollen im Allgemeinen immer geringerer Umfang und Werth zuerkannt worden. Bei einigen erscheinen sie noch zum Theil unter besonderen Namen, wie „*Heterosomata*", ungefähr im Range von Ordnungen, während sie neuerdings fast allgemein nur noch als Familie oder Unterfamilie aufgefasst werden. Es zeigt dieser Fall in drastischer Weise, wie sich die systematischen Auffassungen unter den neueren Anschauungen geändert haben. Je mehr man sich bestrebt, die Systematik zum Ausdruck der Phylogenese zu machen, um so weniger Werth durfte man den durch Wechsel der Lebensweise schnell vollzogenen Umgestaltungen der äusseren Form beimessen.

Wenn wir nun zur Betrachtung der Haie und Rochen übergehen, so sehen wir, dass die morphologischen Gegensätze beider wesentlich anderer Art sind als bei jenen „*Plani*" und „*Non plani*", aber das Maass der Verschiedenheit ist in beiden Fällen ungefähr das gleiche. Was zunächst die Art der Abplattung betrifft, so erfolgt die letztere bekanntlich bei den Selachiern in dorsoventraler Richtung, während sie bei den Schollen in einer lateralen Compression besteht. Diese seitliche Abplattung schliesst sich bei den Schollen unmittelbar an das Verhalten vieler normalen Teleostier an, ist aber in ihrem Resultat insofern sehr auffallend, als der Körper mit der Drehung auf die Seite seine Symmetrieebene verlegt. Solche Fälle sind naturgemäss ungewöhnlich, besonders für complicirt gebaute Wirbelthiere. Die normale Art der Abplattung ist augenscheinlich für bilaterale Thiere die dorsoventrale Depression. Dieselbe wird im einfachsten Falle durch die Schwerkraft herbeigeführt, wenn Thiere gewöhnlich auf dem Boden liegen. Dann wird die ursprünglich gewölbte Unterseite dem Widerstand des Bodens entsprechend eingedrückt und der Körper dadurch seitlich verbreitert. Dies muss sich namentlich bei solchen Formen wie den Selachiern geltend machen, bei denen die paarigen Extremitäten seitlich in der Abplattungsebene liegen und nicht befähigt sind, den Körper dauernd über den Boden zu heben. Die knorpelige Consistenz des Skelets verleiht diesem ausserdem eine bedeutende Biegsamkeit und macht dadurch den Körper in sich viel plastischer, als es bei Thieren mit knochigem Innenskelet der Fall ist.

Wir sehen also, dass die Selachier in der Art der Abplattung den einfachsten Weg eingeschlagen haben, den wir auch sonst bei wasserbewohnenden Wirbelthieren sehr häufig antreffen. Die besondere Art dieses Abplattungsprocesses ist nun aber für die Selachier sehr charakte-

ristisch; dieselbe wird bedingt durch den Antheil, welchen bei diesen Formen die **Brustflossen** an der Bewegung nehmen. Bei den spindelförmigen Selachiern dienen die Brustflossen wie bekannt, wesentlich nur dazu, den Körper in der Horizontale zu steuern, während die Vorwärtsbewegung durch den Schwanz besorgt wird. Derselbe ist denn auch bei den Haien stets wohl entwickelt, entweder mit primitiven, dorsoventralen Flossenkämmen, oder mit einem schiffsschraubenartigen Doppelflügel versehen. Bei den auf dem Boden lebenden Formen liegt natürlich auch der Schwanz dem Boden auf und kann infolge dessen mindestens die erste Bewegung vom Boden ab nicht einleiten, kann aber auch in freiem Wasser über dem Boden kaum geeignet sein, einen horizontal-scheibenförmigen Körper durch vertikale Druckbewegungen vorwärts zu bewegen. Aus diesen Gründen ist es erklärlich, dass der Schwanz bei den auf dem Boden lebenden Formen mehr oder weniger verkümmert. Er dient bei einigen, wie *Squatina* und den Rhinobatiden, noch als Steuer beim Schwimmen, aber mit der Regelmässigkeit einer Maschine klappen im Moment des Niederlegens auf den Boden die beiden Rückenflossen auf dem Schwanz nach rechts, die Schwanzflosse nach links um, so dass alle Flossen in der Ruhelage dem Boden platt aufliegen. Bei anderen wird der Schwanz als Bewegungsorgan ganz funktionslos, indem er die Flossen verliert, und in einigen, und beiläufig gesagt von einander ganz unabhängigen Fällen, verkümmert er sogar gänzlich (*Hypnus*, *Pteroplatea*). An seiner Stelle übernehmen die Brustflossen, welche dem Schwerpunkt des Körpers zunächst liegen, die Funktion der Bewegung, indem sie im einfachsten Falle, den wir auch bei Haien beobachten können, durch Aufdrücken ihres Vorderrandes den Körper vom Boden abheben, dann in weiterer Entwicklung einer vertikalen Schlagbewegung den Körper flatternd vorwärts schieben.*)

Der gesteigerten Funktion entsprechend vergrössern sich nun die Brustflossen etwa in demselben Maasse, wie der Schwanz als Bewegungsorgan ausser Funktion gesetzt wird. Ihr Skelet und dessen Träger, der Schultergürtel wird in sich gekräftigt. Im Flossenskelet beruht die Kräftigung einmal in einer Verbreiterung und Vermehrung der Knorpelstrahlen, andererseits in einem Verschwinden der Hornfäden, welche sonst für die paarigen Flossen der Haie charakteristisch sind, hier aber dem auf das Wasser drückenden Aussenrande der Flosse nicht die nöthige Starrheit verleihen. Am Schultergürtel wird einmal die Gelenkung der Flossen sehr viel weiter ausgebildet, und ferner wird der Bogen selbst in sich verdickt und bei der Depression des Körpers zur dorsalen Verbindung mit der Wirbelsäule gedrängt.

*) Bei den Rajiden dienen, wie später gezeigt werden soll, sekundär auch die Beckenflossen mit einem neu erworbenen Skeletstück in gewisser Weise zur Bewegung.

Auf den Brustflossen entwickeln sich nun im Gegensatz zu denen der spindelförmigen Haie kräftige Muskelmassen, welche sich als dicke Polster auf dem Flossenskelet zu beiden Seiten der Wirbelsäule ausbreiten. Die Folge hiervon ist, dass die Kiemenspalten, welche primär vor den Brustflossen liegen, nach der Unterseite des Rumpfes verdrängt werden. Hierhin werden sie, wie gesagt, nicht nur bei den Rochen, sondern auch bei *Rhina squatina* verschoben. Diese letztere zeigt uns in klarer Weise, wie die Verlagerung der Kiemenspalten vor sich ging. Durch die Lage derselben auf der Unterseite wird eine Verkümmerung der Spritzlöcher verhindert, weil dieselben nun zur Wasserzufuhr für die Kiemen benöthigt werden.

Durchaus charakteristisch für die Rochen ist nun die Art und Weise, wie die Brustflossen bei ihrer Ausbreitung nach vorn am Kopfe Halt suchen. Bei *Rhina squatina* bleiben dieselben durch einen Einschnitt vom Kopfe getrennt, aber der letztere verbreitert sich derart nach der Seite und rückwärts, dass sich grosse Kopflappen über den vorderen Theil der Brustflossen schieben, und so einen allerdings unvollkommenen Anschluss der Brustflossen am vorderen Körperende herbeiführen. Bei den Rochen, und zwar ausnahmslos bei allen Rochen, wird die Verbindung aber eine sehr viel vollkommnere und zugleich einfache, indem der Vorderrand der Brustflossen direkt in eine seitliche Hautfalte des Kopfes übergeht. Diese Differenzierung ist namentlich für das Schwimmen unendlich viel vortheilhafter, als die bei *Rhina squatina*, weil nun hier der ganze Seitenrand der Körperscheibe fortlaufende Wellenbewegungen ausführen kann. Diesem Vorzug in der Organisation mag es zuzuschreiben sein, dass die bodenbewohnenden Selachier, welche eine derartige Ausbildung ihrer Brustflossen erlangten, schnell einen bedeutenden Formenreichthum entwickelt haben, während *Squatina* noch heute fast genau auf dem Stadium der Differenzierung steht, welches sie im oberen Jura erreicht hatte, und in biologischer wie morphologischer Beziehung eine unter Wirbelthieren beispiellose Konstanz aufweist.

In demjenigen Differenzierungsstadium, aus welchem uns die ersten wohlerhaltenen Reste von Rochen vorliegen, also bei den Rhinobatiden des oberen Jura, finden wir die Brustflossen noch ziemlich klein; vorn wesentlich kräftiger skeletiert als hinten, so dass man noch auf ein Entwicklungsstadium hingewiesen wird, in welchem die Flossen wie bei *Squatina* schlagende Bewegungen ausführten. Was aber schon an diesen ältesten Formen absolut klar hervortritt, ist die Verbindung der Brustflossen durch eine breite Hautfalte mit dem vorderen Körperpol. Wie ein Blick auf die nebenstehende Textfigur zeigt, setzt sich der Vorderrand der Brustflossen ziemlich gerade bis an die Spitze des stark verlängerten Rostrums fort. Von einer Anlage-

rung des Schädelflossenknorpels an die Propterygialknorpel ist nichts zu bemerken. Aus diesem Grunde scheint mir auch, dass die Ausdehnung der Brustflossen nach vorn nicht auf eine Stütze seitens der Schädelflossen angewiesen war. GEGENBAUR scheint*) den Schädelflossenknorpeln eine primäre

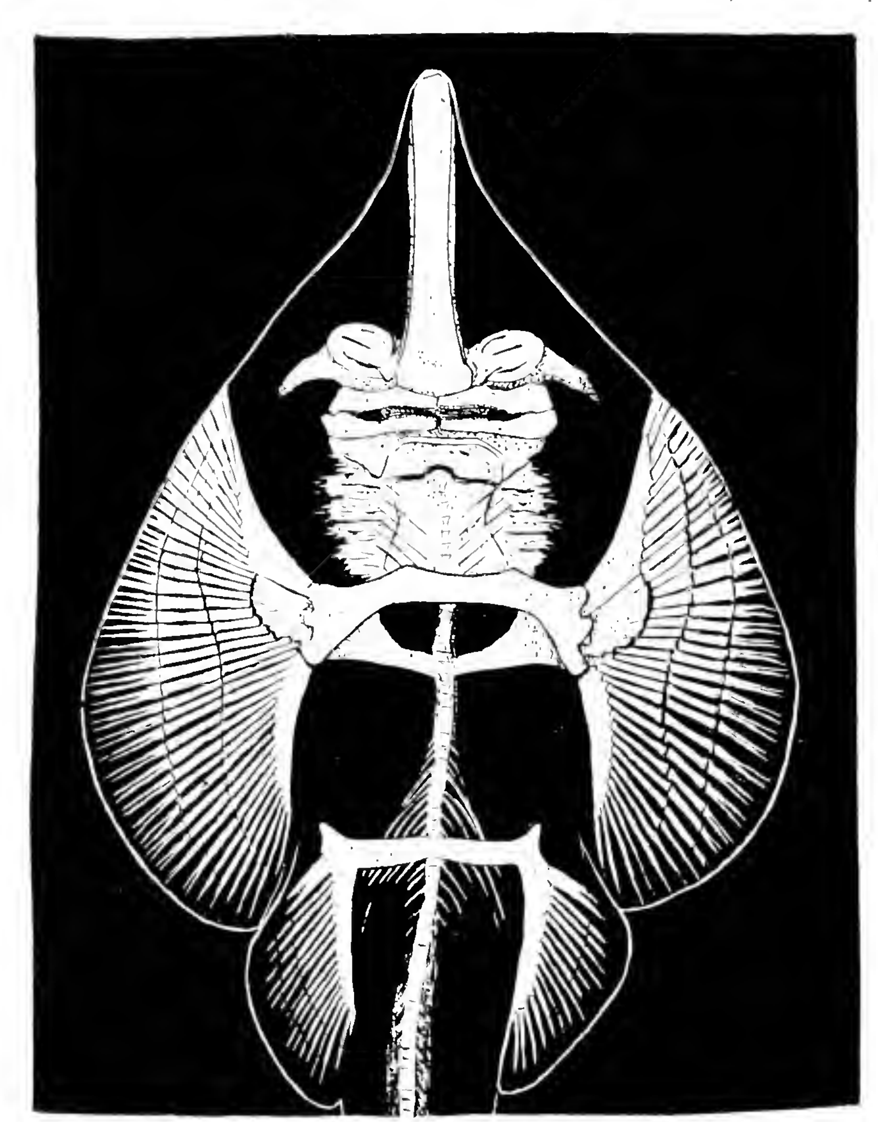


Fig. 1. *Rhinobatus bugesiacus* THIOLLIÈRE sp. aus dem oberen Jura von Cirin, Dep. Ain. Junges Exemplar von der Unterseite in ½ nat. Gr.; gezeichnet nach einem Abguss des Originales im Museum zu Lyon.

Bedeutung für die Ausdehnung der Brustflossen beizulegen, während mir die Befunde bei den ältesten Rhinorajiden dafür zu sprechen scheinen, dass die Brustflossen ursprünglich den Anschluss an das Rostrum suchten, und dass erst sekundär die Schädelflossenknorpel zur Unterstützung der Propterygial-

*) Das Kopfskelet der Selachier. pag. 109.

glieder herangezogen wurden. Ferner scheint es mir im Hinblick auf die Unterschiede, welche die lebenden Centrobatiden hierin gegenüber den Rhinorajiden aufweisen, nicht ausgemacht, dass jene Differenzierungen in beiden Familien völlig homolog sind. Aus diesem Grunde sollen diese Verhältnisse in beiden Familien getrennt besprochen werden; hervorheben möchte ich nur noch einmal, als beiden gemeinsam, dass die Verdrängung der Kiemenspalten auf die Unterseite der Ausdehnung der Brustflossen nach vorn Raum schaffte, und dass diese bei ihrer durch gesteigerte Thätigkeit bedingten Ausbreitung nach vorn einen Anschluss am Kopfe, unabhängig von sonstigen Organisationsverhältnissen, gewinnen mussten. Es handelt sich also bei den weiteren Differenzierungen bei allen Selachiern, welche die Flossen nach Art der Rochen verbreitert haben, zunächst um Homoplasien, und wir werden mit Rücksicht darauf im Einzelnen genau zu prüfen haben, in wie weit sich unter diesen Homoplasien ursprüngliche Homologien erkennen lassen.

Eine Reihe sehr wichtiger Umgestaltungen erfährt infolge der Entwicklung der Brustflossen die **Wirbelsäule.** Dieselbe ist bekanntlich bei den Rochen in ihrem vorderen Abschnitt mit den Bögen zu einem einheitlichen Rohre verschmolzen, an welchem dorsal eine mediane und basal zwei seitliche Leisten ansitzen. Aus den Austritten der Spinalnerven lässt sich feststellen, dass z. B. bei *Raja* etwa 35 Wirbel an der Verschmelzung theil genommen haben. Hier lassen sich die einzelnen Elemente nur noch in dem hinteren Abschnitt erkennen, während sich bei Centrobatiden im Knorpelboden der Röhre die Grenzen der einzelnen Wirbel noch deutlich markieren. Die Wirbelkörper als solche sind verkümmert und bilden nur noch den Boden des Rohres. Der Umbildungsprocess besteht also einerseits in einer Verschmelzung der Bögen zu einheitlichen Leisten, und andererseits in einer Erweiterung des Rückenmarkrohres, welcher die Wirbelkörper zum Opfer fallen. Ich möchte beide Processe getrennt halten, weil beide, wie ich glaube, auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sind.

Die mächtigen Muskelmassen, welche sich auf den Brustflossen zu beiden Seiten der Wirbelsäule entwickeln, bedürfen an dieser eines festen Haltes. Zu einem solchen erbieten sich in bequemster Weise die oberen Bögen, welche einen Rückenfirst über der eigentlichen Wirbelsäule bilden und die basalen Querfortsätze, wie die unteren Bogenstücke von Joh. Müller bezeichnet wurden. Die Einheitlichkeit der beiderseitigen Muskelmassen bedingt neben der Kräftigung ihrer Ansatzobjekte eine Vereinheitlichung derselben. Der dadurch angebahnten Verschmelzungstendenz der Bogenstücke steht bei den Rochen deshalb nichts im Wege, weil bei denselben die Wirbelsäule innerhalb der breiten Rumpfscheibe so gut wie unbeweglich sein darf. Bei der Reduction der Längsmuskulatur in der Rumpfscheibe der

Rochen dürfte überdies das Bedürfnis nach einer Versteifung des Axenskelets unverkennbar sein.

Während so die Wirbelsäule zwischen den Brustflossen durch Kräftigung und Verschmelzung der Bogentheile erstarrt, sehen wir auf der anderen Seite das Rückenmarkrohr sich erheblich erweitern und in der Reduction der soliden Wirbelkörper fast die entgegengesetzte Tendenz walten. Dieser Process muss also schon deshalb durch eine andere Ursache bedingt sein. Die auffallende Erweiterung des vorderen Rückenmarkrohres bei den Rochen kann ich nur so auffassen, dass die motorisch wirkenden Elemente des Centralnervensystems der enorm gesteigerten Function der Brustflossen entsprechend verstärkt und von dem eigentlichen Gehirn fort an dem Platz ihrer Wirksamkeit concentriert sind. Als Analogon hierfür liesse sich das Verhalten von *Brontosaurus* anführen, bei welchem der Schädel ganz minimal ist gegenüber der Entwicklung der Wirbelsäule, welche die mächtig entfalteten Extremitäten hält und jedenfalls von seinem sehr erweiterten Rückenmarksrohr aus motorisch dirigiert. Physiologisch würde dieser Process der Dislocierung eines Theiles des Gehirns insofern verständlich erscheinen, als man wohl annehmen darf, dass so exorbitant entwickelte motorische Organe, wie die Brustflossen der Rochen, zur Leitung ihrer Theile eines besonderen Apparates bedürfen, welcher der für wichtigere Aufgaben concentrierten Centralleitung gegenüber einen gewissen Grad von Selbstständigkeit erlangen kann. Morphologisch verdient dieser Vorgang jedenfalls, wie schon Gegenbaur hervorhob, insofern Interesse, als er ein Analogon zu der Entstehung der Schädelkapsel aus Theilen der Wirbelsäule bildet. Das Rückenmarksrohr wird auch hier erweitert unter gleichzeitiger Verschmelzung seiner Stützelemente. Die letztere geht so weit, dass wir im extremen Falle die Zahl der verschmolzenen Wirbel nur noch durch die Nervenaustritte feststellen können. Es wäre wichtig seitens der Embryologie zu erfahren, ob auch hier, wie bei der Schädelkapsel in der ontogenetischen Entwicklung, die Reproduction der palingenetischen Trennung der Segmente der gesteigerten physiologischen Bedeutung dieser Theile für das fertige Thier bereits vollkommen zum Opfer fällt.

Während uns die lebenden Rochen die besprochene Ausbildung ihrer vorderen Wirbelsäule als eine abgeschlossene Differenzierung darbieten, welche man sehr wohl systematisch verwerthen könnte, zeigen uns die fossilen Formen mit unanfechtbarer Ueberzeugungskraft den Gang und die Einleitung jenes Processes. Die palaeontologische Sammlung des Museums für Naturkunde zu Berlin besitzt ein Exemplar des *Rhinobatus bugesiacus* Thioll. aus dem oberen Jura von Cirin, an welchem die Wirbelsäule vorzüglich erhalten ist. Man sieht an derselben die Wirbelkörper noch im

Bereich der Brustflossen normal entwickelt; erst etwa im Bereich des 3. Wirbels vor dem Schultergürtel verdünnen sich die Körper, aber ungefähr bis zum 2. Wirbel vom Cranium aus kann man noch mit voller Deutlichkeit die Grenzen der Wirbel erkennen, während, wie gesagt, z. B. bei den lebenden Rajiden etwa 35 Wirbel in der angegebenen Weise vollständig mit einander verschmolzen sind. Aus diesem Objecte sowie einigen Abbildungen Thiollière's*) ergiebt sich also zuverlässig, dass die Rochen des Jura noch im Wesentlichen die Wirbelsäule der Haie besassen, der charakteristische Umbildungsprocess derselben aber bereits eingeleitet war. Auch bei den lebenden Rhinorajiden macht sich übrigens insofern noch eine verschiedene Höhe der diesbezüglichen Differenzierungen geltend, als bei *Rhinobatus* die Chorda noch das Wirbelrohr als continuirlicher Strang durchzieht, während dieselbe bei Rajiden und Torpediniden verschwunden ist.

Hinsichtlich der Verbindung der Wirbelsäule mit dem Schädel hat man geglaubt, einen Unterschied zwischen Haien und Rochen constatieren zu können. Nur bei letzteren sollte die Wirbelsäule gelenkig mit dem Schädel verbunden sein. Dies ist zunächst, wie ich an anderer Stelle gezeigt habe**), nicht der Fall, denn bei *Pristiophorus*, einem Spinaciden***), ist ebenfalls der Schädel mit der Wirbelsäule durch ein wohlentwickeltes Gelenk verbunden. Ferner scheinen mir die Verschiedenheiten in diesem Punkte bei den Selachiern nur folgende Auffassung zu rechtfertigen. Im ursprünglichsten Falle geht die Wirbelsäule ohne scharfe Grenze in die Schädelkapsel über (*Notidanidae*). Durch Köllicker†) und Gegenbaur††) wurde nachgewiesen, dass die Chorda sich bei Embryonen niedrig organisierter Formen (*Notidanidae, Spinacidae, Squatina, Cestracion*) noch in die hintere Schädelkapsel fortsetzt, und dass die Chordascheide zur Bildung der Schädelkapsel Verwendung findet. Im übrigen bildet sich bei den Haien eine deutlich scharfe Grenze zwischen Cranium und Wirbelsäule aus und, wie Gegenbaur nachwies†††), die erste Anlage einer lateralen Gelenkverbindung. Er sagt: „*Centrophorus granulosus* entbehrt der Verlängerung der occipitalen Basis, dagegen ist hier, dann bei *Acanthias*, ebenso bei *Cestracion* seitlich von der durch die Chorda eingenommenen Vertiefung an der Hinterfläche der Basis cranii ein Fortsatz entwickelt, der gegen einen vom ersten Wirbelkörper ausgehenden Fortsatz

*) V. Thiollière: Description des poissons fossiles provenants des gisements coralliens du Jura dans le Bugey. Paris 1854. Taf. I—III.

**) Über die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung *Pristiophorus* l. c. pag. 101.

***) Ebenda pag. 116 bezw. 103.

†) Würzburger Verhandlungen. Bd. X. pag. 233.

††) Das Kopfskelet der Selachier. pag. 120.

†††) Ebenda. pag. 31.

sich eng anlagert und mit ihm durch Bindegewebe zusammenhängt. Ausser der medianen Occipito-Vertebralverbindung hat sich somit noch eine laterale entwickelt, die bei *Scymnus*, *Galeus*, *Sphyrna*, *Mustelus* und *Scyllium* sogar eine grössere Ausdehnung gewinnt. Der erste Zustand dieser sekundären Verbindung kann noch nicht als Gelenk bezeichnet werden, aber er führt zur Artikulation. Bei *Scymnus*, wo beide an einander gelagerte Flächen, die occipitale und die vertebrale, noch eben sind, finde ich eine Continuitätstrennung. Zwischen beiden Flächen besteht ein Hohlraum, der als Gelenkhöhle angesehen werden kann." Eine echte Gelenkung bildet sich dagegen in zwei Fällen aus, und zwar in beiden auf verschiedene Weise. Die vollkommenste Gelenkung, welche augenscheinlich eine allseitige Bewegung des Kopfes ermöglicht, findet sich in Gestalt zweier halbmondförmiger Condyli occipitales bei *Pristiophorus* und bei *Pristis*, Formen, deren Kopf zum Gebrauch der langen Säge eine möglichst freie Beweglichkeit erlangen muss. Eine weniger vollkommene Gelenkung besitzen die scheibenförmigen Selachier, bei denen die seitlichen Gelenkhöcker mehr oder weniger deutlich in Form wagerechter Leisten entwickelt sind. Hierdurch wird wesentlich nur eine vertikale Bewegung des Kopfes ermöglicht. Eine andere ist auch bei der seitlichen Verwachsung des Kopfes mit den Brustflossen ausgeschlossen. Eine gewisse Beweglichkeit in dorsoventraler Richtung erscheint aber schon zur Nahrungsaufnahme nothwendig, und eine echte Gelenkung muss sich hierbei deshalb ausbilden, weil der vordere Theil der Wirbelsäule sich in ein starres Rohr umgebildet hat. Auch diese Differenzierungen sprechen sonach nicht für eine Eintheilung der Selachier in Haie und Rochen, sondern stellen sich in verschiedener Weise als sekundäre Folgeerscheinungen anderer Differenzierungen sowohl bei Haien wie bei Rochen ein.

Während wir in dem vorderen Abschnitt der Wirbelsäule bei den Rochen erhebliche Differenzierungen vorfanden, sehen wir in dem hinteren Abschnitt des Axialskelets die primären Verhältnisse der Squaliden sehr viel weniger modificiert. Hier erhalten sich die sanduhrförmigen Wirbel völlig diskret, und auch die Verhältnisse der oberen und unteren Bögen bleiben im Wesentlichen dieselben wie bei den Haien. Nur ein Unterschied macht sich in den verkalkten Skelettheilen geltend, dass nämlich die Wirbelkörper durch concentrische Kalkablagerungen zwischen den Wänden des Doppelkegels kräftiger verkalken. Da dieser Umstand indess dazu verwerthet wurde, den Wirbelbau der Rochen in Gegensatz zu dem der Haie zu bringen, so müssen wir diese Verhältnisse etwas eingehender betrachten.

Hasse unterschied bekanntlich nach dem Bau der Wirbelsäule vier Gruppen von Selachiern: 1. *Plagiostomi diplospondyli* (*Notidanidae*), bei welchen von einer Ausbildung verkalkender Wirbelkörper noch keine Rede ist;

2. *Plagiostomi cyclospondyli* (*Spinaciden*), bei welchen sich verkalkte Wirbelkörper von sanduhrförmiger Gestalt ausbilden; 3. *Plagiostomi asterospondyli* (die übrigen Haie ausser *Squatina* und *Pristiophorus*), bei welchen der Wirbel im Querschnitt ein sternförmiges Aussehen erhält; 4. *Plagiostomi tectospondyli* (die Rochen mit Einschluss von *Squatina* und *Pristiophorus*), bei denen aussen zwischen den Doppelkegeln („der Sanduhr") concentrische Kalklamellen das Wirbelcentrum umschliessen.

Dass die Resultate Hasse's vom Standpunkte der vergleichenden Anatomie richtig sind, soll zunächst zugegeben sein, aber es will mir scheinen, dass die Art und Weise wie Hasse phylogenetische Resultate aus seinen Untersuchungen zog, im Princip zu bekämpfen sei. Dass die Notidaniden und in ähnlicher Weise die Spinaciden in mehrfacher Hinsicht einen charakteristischen Bau ihrer Wirbel aufweisen, ist nicht zu bestreiten, aber es frägt sich, ob es gerechtfertigt ist, die Unterschiede, die sie zeigen, ohne Weiteres den höchsten systematischen Trennungen zu Grunde zu legen. Wenn man sagt, die Selachier zerfallen in 4 Abtheilungen, *Diplospondyli*, *Cyclospondyli* etc., so zerlegt man doch damit die Selachier in 4 phylogenetisch von einander geschiedene Stämme. Man spricht damit jedem dieser 4 Stämme eine entwicklungsgeschichtliche Selbstständigkeit zu auf Grund der Voraussetzung, dass das der Trennung zu Grunde gelegte Organ eine Differenzierung nach 4 verschiedenen Richtungen erfahren hatte. Dass man nun jene 4 Ausbildungsformen der Wirbelsäule nicht als divergierende Differenzierungen auffassen kann, darüber, glaube ich, kann doch wohl auf keiner Seite ein Zweifel bestehen. Wenn man sich den Verkalkungsprocess der Wirbelsäule bei den Selachiern phylogenetisch vor Augen stellt, so muss man annehmen, dass die asterospondylen und die tectospondylen Wirbel zuerst das Entwicklungsstadium der Notidaniden und danach das der Spinaciden durchlaufen haben. Wenn nun aber die diplospondyle und cyclospondyle Ausbildungsform der Wirbelsäule nur perennierende Durchgangsstadien der weiter differenzierten Asterospondylie und Tectospondylie sind, dann können sie eine phylogenetische Selbstständigkeit ihrer Träger gegenüber den weiter entwickelten Formen erst von dem Zeitpunkt an involvieren, in welchem sich die *Asterospondyli* und *Tectospondyli* von ihnen abgezweigt haben.

Wenn also Hasse jene verschiedenen 4 Wirbeltypen einander vergleichend anatomisch gegenüberstellt und die einzelnen als charakteristisch für gewisse Formenkreise bezeichnet, so ist das an sich unanfechtbar, und Hasse hat auch dadurch, dass er dies in vorzüglich gründlicher Weise durchgeführt hat, zur Kenntnis der Selachier und ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen ausserordentlich werthvolle Beiträge geliefert. Wenn aber die Selachier

lediglich nach den anatomischen Verschiedenheiten im Bau ihrer Wirbel in *Diplospondyli*, *Cyclospondyli*, *Asterospondyli* und *Tectispondyli* zerlegt werden, so basiert diese Eintheilung nicht auf phylogenetischen Principien.

A. Smith Woodward hob in seiner Eintheilung der Selachier*) hervor, dass die Persistenz der Chorda nicht nur für die Notidaniden charakteristisch sei, sondern auch für die liasische Gattung *Hybodus*; da letztere aber in die Nähe des asterospondylen *Cestracion* zu stellen sei, so könne er der Diplospondylie keine systematische Bedeutung zuerkennen. Er stellte unter diesen Gesichtspunkten die Notidaniden zu den *Asterospondyli*, indem er diesen damit einen weiteren Umfang als Hasse gab. Andererseits erkannte er, dass der cyclospondyle Bau bei den Spinaciden nur ein Durchgangsstadium der stärker verkalkten *Asterospondyli* und *Tectospondyli* sei, ordnete aber in Rücksicht auf andere Organisationsverhältnisse die Spinaciden den *Tectospondyli* unter. Er theilte sonach alle Selachier nach Abzug der in sich ganz heterogen zusammengesetzten Gruppe der *Ichthyotomi* Cope's (*Pleuracanthidae* und *Cladodontidae*) in *Asterospondyli* und *Tectospondyli* ein.

Da eine Verkalkung der Wirbelkörper bei Selachiern überhaupt erst im unteren Jura eintritt, und die später verkalkenden Formen ein cyclospondyles Stadium durchlaufen, so hat Smith Woodward Recht, wenn er die *Diplospondyli* und *Cyclospondyli* nicht phylogenetisch-systematisch verwerthen will. Auf der anderen Seite aber kann ich es nicht für richtig halten, wenn er nun alle Selachier in *Asterospondyli* und *Tectospondyli* zerlegt. Denn indem er auf diese nicht nur die *Diplospondyli* und *Cyclospondyli*, sondern alle älteren sich diesem Kriterium vollkommen entziehenden Formen mit unverkalkten Wirbeln vertheilt, entzieht er den Begriffen der Asterospondylie und Tectospondylie auch den morphologischen Werth, den ihnen Hasse durchaus correct vom vergleichend-anatomischen Standpunkt aus gegeben hatte. Denn einen morphologischen Werth kann man Smith Woodward's Asterospondylie und Tectospondylie nicht mehr zuerkennen, besonders da man nicht weiss, ob die Entwicklung zahlreicher, noch indifferenter, fossiler Formen später nach der asterospondylen oder nach der tectospondylen Seite erfolgen, oder erfolgt sein würde. Andererseits lässt sich freilich im Hinblick auf den Bau der Schwanzwirbel von *Heptanchus* und einige später heranzuziehende Punkte nicht leugnen, dass der Eintheilung Smith Woodward's einiges Wahre zu Grunde liegt, doch müsste dann in Consequenz des oben Gesagten die Fassung der Begriffe wesentlich modificiert werden.

Den besprochenen Ansichten gegenüber habe ich kürzlich**) versucht,

*) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part I. London 1889 pag. XXVII.

**) Über die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung *Pristiophorus*. l. c. pag. 111

eine andere Auffassung der Wirbelsäule und des systematischen Werthes ihrer Differenzierungen geltend zu machen. Von dem allgemeinen Gesichtspunkt ausgehend, dass man die einzelnen Phasen eines einheitlichen Entwicklungsganges nicht als Grundlage für die höchste systematische Eintheilung verwerthen könne, fasste ich die Differenzierungen der Wirbelkörper, wie sie die Notidaniden und Spinaciden aufweisen, nur als indifferente Entwicklungsstadien auf, welche auch die *Asterospondyli* und *Tectospondyli* HASSE's einmal durchlaufen haben müssen. Eine entschiedene Divergenz konnte ich unter den Haien erst bei der weiteren Differenzierung erkennen, welche der cyclospondyle (sanduhrförmige) Wirbeltypus bei verschiedenen Gruppen der Selachier erfuhr. Es zeigte sich, dass zwischen den zum Ansatz der oberen und unteren Bögen dienenden Längseinstülpungen, welche punktiert gezeichnet sind, in einem Falle radiale Längsleisten auftraten (actinospondyler Typus*), oder einfach concentrisch Kalk abgelagert wurde (sclerospondyler Typus).

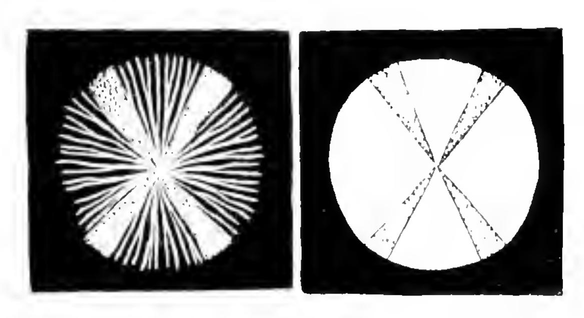


Fig. 2. Schematische Querschnitte durch einen actinospondylen und einen sklerospondylen Wirbelkörper.

Den actinospondylen Typus zeigen unter den Haien sämmtliche Lamniden, Scylliolamniden und Cestracioniden, während sich der sklerospondyle Typus bei Scylliden schwach entwickelt und bei den Carchariden seine höchste Ausbildung erreicht. Die Notidaniden treten, wie gesagt, in diese Differenzierungsrichtungen nicht ein, und auch innerhalb der Spinaciden ist die Verkalkung noch sehr gering, so dass sich z. B. *Echinorhinus* noch auf dem Notidanidenstadium erhält. Bei einem jüngeren hochentwickelten Spinaciden, *Pristiophorus*, scheint die Differenzierungsrichtung nach der sklerospondylen Seite hinzuneigen, wenigstens zeigt diese Form, welche ich l. c. als einen mit einer Rostralsäge bewaffneten Spinaciden charakterisiert habe, eine Ausbildung der Wirbel im sklerospondylen Sinne etwa bis zu dem Entwicklungsstadium der Scylliden. Andere als die hier geschilderten Entwicklungsrichtungen machen sich bei den spindelförmigen Selachiern, soweit sie daraufhin untersucht sind, meines Erachtens nicht geltend.

*) Ich hatte diesen actinospondylen Typus in meiner citierten Schrift als asterospondyl bezeichnet, damit aber dem HASSE'schen Namen eine andere engere Umgrenzung gegeben. Da hieraus leicht Missverständnisse erwachsen könnten, so folge ich gern der Anregung, welche mir Herr Geheimrath HASSE gab, dem von mir eingeführten Begriff einen neuen Namen zu geben. Das Wort actinospondyl besagt im Wesentlichen dasselbe, in dem es auf die strahlige Zeichnung des Querschnitts hinweist.

Da eine solche höhere Differenzierung aber überhaupt erst von der obersten Trias an eingetreten zu sein scheint, — wenigstens kennen wir aus älteren Schichten keine verkalkten Selachierwirbel — so lässt sich der Bau der Wirbelsäule auch nur für die jüngeren Formen systematisch verwerthen. In älterer Zeit waren alle, wie noch heute die der Notidaniden, indifferent und deshalb wegen der mangelnden Festigkeit nicht erhaltungsfähig.

Gehen wir nun zur Betrachtung der *Tectospondyli* Hasse's über. Vergleichen wir die Organisation der Wirbelkörper der Rochen mit der der Haie, so ist zunächst hinsichtlich des histologischen Aufbaues der Elemente zu bemerken*), dass sich die Entwicklung der Wirbelkörpermasse im Allgemeinen nicht über die Stufe des Faserknorpels erhebt, die Rochen also in diesem Punkte sich an die primitiven Haitypen anschliessen. Im übrigen hebt Hasse l. c. bei Besprechung seiner *Tectospondyli* von vornherein hervor, dass ihm diese Abtheilung bei weitem nicht so einheitlich und sicher begründet erscheine, als seine *Diplospondyli*, *Cyclospondyli* und *Asterospondyli*. Da Hasse fast sämmtliche lebenden Rochen und zahlreiche fossile Vertreter derselben untersucht hatte, so ist die Ursache seiner Bedenken wohl weniger in der Lückenhaftigkeit seines Untersuchungsmaterials als in dem Begriff der Tectospondylie selbst zu suchen.

Schon der Umstand, dass sich Hasse genöthigt sah, zu seinen *Tectospondyli* auch *Squatina* und *Pristiophorus* zu ziehen, muss Bedenken über den systematischen Werth seiner Abtheilung erwecken. Wenn er, ich möchte sagen, zur Entschuldigung dieser Consequenzen seines Systems bemerkt, dass man *Squatina* ja stets als eine Zwischenform zwischen Haien und Rochen betrachtet habe, so gilt das wohl von der äusseren Gestalt, dem biologischen Habitus, wenn man so sagen darf, aber von der Annahme eines phylogenetischen Zusammenhanges von *Squatina* zu den Rochen ist man mehr und mehr abgekommen, je genauer man die Organisation beider kennen lernte. Und nur auf eine phyletische Beziehung beider käme es doch hierbei an. Wenn er ferner *Pristiophorus* und *Squaloraja* als ältere Verwandte der Rhinobatiden und Pristiden betrachtete, so beruhte das auf einer vollständigen Verkennung von deren phyletisch systematischer Stellung. *Squaloraja* ist, wie später erwähnt werden wird, ein Holocephale, *Pristiophorus* ein Spinacide. Auch im Verfolg seiner Auffassungen über die Beziehungen seiner *Tectospondyli* unter einander wird man bisweilen stutzig. Wenn er**) z. B. in Betreff der Myliobatiden sagt: „über deren Stellung im natürlichen Systeme ich auch jetzt noch durchaus nicht vollkommen klar bin, und die ich als Ganzes nur

*) Hasse: Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Allgemeiner Theil. Jena 1879. pag. 45.

**) l. c. pag. 47.

zu den Trygonen hinüberziehe, weil sie nach meinen Untersuchungen sich an keiner anderen Stelle unterbringen lässt", so ersieht man daraus, dass der Bau der Wirbelsäule wenigstens in der Auffassung Hasse's die verwandtschaftlichen Beziehungen nicht klar zum Ausdruck bringen kann, da unzweifelhaft die Myliobatiden mit den Trygoniden auf das Engste phyletisch verknüpft sind. Wenn Hasse an anderer Stelle*) auf Grund seiner Auffassungen zu dem Resultat kommt, dass *Narcine* wegen des Baues ihrer Wirbelsäule den Rhinobatiden ferner stehe als *Astrape* und *Torpedo* und deshalb überhaupt als der jüngste Zitterroche zu betrachten sei, so widerspricht dieser Befund ganz entschieden den phyletischen Beziehungen von *Narcine*, welche schon J. Henle sofort richtig als Uebergangsform von *Rhinobatus* zu *Torpedo* erkannt hatte.**)

Bei Besprechung eines fossilen Wirbels, welcher denen von *Narcine brasiliensis* durchaus gleichstehend sei, bemerkt Hasse am Schlusse seines Kapitels über die *Plagiostomi tectospondyli* Folgendes: „Das Bild ist nicht zu verkennen, und dennoch wird man sich zu hüten haben, dass keine Verwechslungen mit Wirbeln vorkommen, welche den Scylliolamniden angehören. Um diese zu vermeiden, müssen die allgemeinen Formverhältnisse, muss das Vorquellen der Wirbeloberfläche, muss der Breitenunterschied des Wirbels dorsal und ventral in Betracht gezogen werden."***) Hasse giebt also in diesem Falle direct zu, dass sich ein tectospondyler Wirbel eines echten Rochen von einem typisch asterospondylen Wirbel nur durch rein äusserliche Formverhältnisse unterscheide, während doch, wenn die tiefgehende systematische Trennung beider berechtigt wäre, immer die entscheidenden Charaktere der Tectospondylität und Asterospondylität vorhanden und nachweisbar sein müssten. Im Hinblick auf solche Punkte wird man doch unbedingt zu der Auffassung gedrängt, dass die Tectospondylität im Sinne Hasse's kein klarer morphologischer Begriff ist, die Rochen also mit anderen Worten im histologischen Bau ihrer Wirbelsäule sich nicht als eine phyletisch selbstständige Gruppe erweisen.

Es würde selbstverständlich nur durch ebenso eingehende wie umfassende Specialstudien möglich sein, eine erneute Darstellung der Differenzierungen der Wirbelsäule zu geben, eine Aufgabe, an deren Erfüllung im Rahmen dieser Arbeit nicht zu denken ist. Einige positive Gesichtspunkte lassen sich aber doch wohl für die Beurtheilung der Wirbelsäule der Rochen finden. Ich meine dass man zunächst die Frage zu erörtern hat, ob nicht

---

*) Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Besonderer Theil (IV). pag. 17.

**) Hasse beruft sich bei seiner Auffassung noch auf das Verhalten der Zähne von *Narcine*, worauf ich später eingehen werde.

***) l. c. Besonderer Theil (IV). pag. 179.

auch der hintere, sozusagen normale Theil der Wirbelsäule bei den Rochen durch Lebensweise und Correlationsverhältnisse sekundär beeinflusst ist. Ist dieses der Fall, und können wir also eine Anzahl von Eigenthümlichkeiten im Bau der Wirbelsäule der Rochen als sekundäre Folgeerscheinungen anderer Rochencharaktere erkennen, dann verlieren jene Eigenthümlichkeiten naturgemäss ihren phyletischen Werth, weil wir bei ihrer Beurtheilung die Möglichkeit offen lassen müssen, dass besondere Ausbildungsformen nur auf Homoplasien beruhen und keine nähere Verwandtschaft ihrer Träger beweisen.

Wir sahen, dass der vordere Theil der Wirbelsäule eine sehr weitgehende Umgestaltung erfuhr, in dem er sich in ein starres, ungegliedertes Rohr umwandelte. Die Ursachen, welche diese Erscheinung hervorriefen, wirken auf den hinteren Theil der Wirbelsäule nicht, hier können sich also die ursprünglichen Organisationsverhältnisse der Wirbelsäule klarer erhalten; dass aber jene tiefgreifende Umgestaltung der einen Hälfte der Wirbelsäule ganz ohne Einfluss auf die Ausbildung des hinteren Abschnittes geblieben sei, ist doch schon a priori kaum anzunehmen. Der Umbildungsprocess des vorderen Abschnittes beruhte im Wesentlichen auf einer verfestigenden Erstarrung.

Wenn wir die Ausbildung der Wirbel bei den älteren Rochen mit der der *Cyclospondyli* vergleichen, welcher sie entschieden am nächsten steht, so beruht der wesentliche Unterschied im Wirbelbau jener gegenüber dem der letztgenannten Formen zunächst darin, dass der centrale Doppelkegel sich consolidiert, so dass besonders die Aussenränder der Kegel sehr verdickt und „aufgeworfen" erscheinen. Ferner verstärkt sich der Wirbel dadurch, dass sich zwischen den Wänden des Doppelkegels von aussen concentrisch Kalk ablagert.

Diese beiden Differenzierungen machen sich bereits bei den ältesten Rhinobatiden mit voller Klarheit geltend, während sie bei einigen jüngeren Formenkreisen von Rochen weniger deutlich hervortreten. Wir werden also bei dem Versuch einer Erklärung jener Umbildungsprocesse zweckmässig von den primitiveren Rhinobatiden ausgehen müssen. Bei denselben hat, wie oben gezeigt wurde, der Verschmelzungsprocess des vorderen Wirbelsäulenabschnittes schon begonnen, gleichzeitig tritt aber bei dieser heteronomen Differenzierung der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule auch der hintere Abschnitt in ein anderes Verhältnis zum Gesammtorganismus. Bei den spindelförmigen Haien finden wir eine ausserordentlich stark entwickelte Längsmuskulatur, um den Körper zu bewegen. Indem nun bei den Rhinobatiden die Bewegungsaction auf die Brustflossen übergeht, verkümmert die Längsmuskulatur, und der postpectorale Abschnitt des Körpers verliert damit

die gleichmässige Festigkeit, welche er vorher in allen seinen Theilen zu dem Rumpf besass. Als Stütze des postpectoralen Körpers, namentlich des Schwanzes und der Rückenflossen, bleibt aber die Wirbelsäule bestehen und erlangt, wie mir scheint, nun im Anschluss an die Verfestigung des intrapectoralen Abschnittes eine erhöhte Bedeutung als Stützorgan des ganzen Körpers. In Konsequenz dieser Auffassung müsste dann bei Formen, bei denen der Schwanz und die Dorsalflossen mehr und mehr verkümmern, die Bedeutung des hinteren Wirbelsäulenabschnittes geringer werden, anderenfalls aber, wenn diesem Abschnitt eine neue Function zufällt, sich verstärken, die Verfestigung der Wirbel also in einem Falle wieder ab-, im anderen weiter zunehmen. Die Verhältnisse, welche wir nun in dieser Hinsicht bei den später auftretenden Familien der Rochen finden, widersprechen diesen Auffassungen nicht. Bei den Rajiden und Torpediniden, bei denen der Schwanz und seine Flossen in functioneller und morphologischer Rückbildung begriffen sind, treten die tectospondylen Charaktere in der Wirbelsäule zurück, während bei den Pristiden, bei denen der Schwanz wieder als Bewegungsorgan dient, oder bei den Centrobatiden, bei denen er sehr verlängert wird und zum Gebrauch der Hauptwaffe, des Stachels, eine neue Bedeutung erhält, die Tectospondylität ihre extreme Ausbildung erfährt. Die morphologische Ähnlichkeit, welche hierbei die Wirbel bei *Pristis* und andererseits namentlich bei den Myliobatiden erlangen, würde danach als Homoplasie aufzufassen sein und ein Kriterium für die Phylogenie ihrer Träger nicht mehr abgeben. — Die vorstehende Auffassung der Wirbelsäule der Rochen ist selbstverständlich nur von hypothetischem Werthe und müsste im Einzelnen sehr genau geprüft werden; da sie aber, wie ich meine, mit den Thatsachen im Einklang steht und diese letzteren in einen verständlichen historischen Zusammenhang bringt, so hielt ich mich für berechtigt, dieselbe aufzustellen, auch ohne eine erneute Darstellung der einschlägigen Verhältnisse im Einzelnen zu geben.

Wenn wir zu einer Betrachtung des **Visceralskeletes** übergehen, so hat man den Bau des Kiemengerüstes im Interesse einer Eintheilung in Haie und Rochen zu verwerthen gesucht; namentlich hat man dem Mangel äusserer Kiemenbögen bei Rochen eine systematische Bedeutung beigelegt.*) Ein solcher ist indess, wie schon GEGENBAUR**) hervorgehoben hat, nicht zu verzeichnen, da sowohl bei *Rhynchobatus* wie bei *Trygon* Reste desselben vorhanden sind; und da auf der anderen Seite jene Stücke auch bei verschiedenen Haien sehr unvollkommen entwickelt sind, oder, wie es bei älteren Formen

*) HASWELL: Studies on the elasmobranch skeleton. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Vol. IX. 1884.

**) Das Kopfskelet der Selachier. pag. 166.

scheint, ganz fehlen, so kann ein Gegensatz zwischen Haien und Rochen in diesem Punkte nicht existieren. Dass die äusseren Bogenstücke bei den Rochen verkümmert sind, erklärt sich im Uebrigen sehr einfach daraus, dass der ganze Kiemenapparat durch die Umwachsung der Brustflossen in die Körperscheibe rückt und besonderer Stützelemente an seiner Aussenseite nicht mehr bedarf.

Nicht unerheblich sind die Umgestaltungen des Kieferbogens. Dadurch, dass das Maul der Rochen in der flachen Unterseite liegt, können sich die Kieferäste an der Symphyse nicht mehr vorstrecken, wie dies ursprünglich bei Selachiern der Fall ist, sondern werden durch das Auflegen des Mundes auf dem Boden in die Körperscheibe hineingedrängt. Diesem Druck können dieselben im normalen, d. h. geschlossenen Zustande nur in der Weise nachgeben, dass sie sich in die Breite strecken. Indem dabei die beiderseitigen Kieferäste in eine Linie rücken, fällt den Theilen derselben die gleiche Arbeit bei der Nahrungsaufnahme zu. Infolge dessen hört eine besondere Differenzierung der Symphysenregion auf, und alle Zähne werden gleichartig, abgesehen von den seitlichsten Zähnen, denen naturgemäss in den Mundwinkeln eine geringere Arbeit beim Kauen oder Fassen der Nahrung zufällt.

Es ist sehr bezeichnend, dass bei den jüngsten Myliobatiden, bei denen infolge der Reduction des procephalen Flossenabschnittes das Gebiss wieder an den Vorderrand der Rumpfscheibe rückt, auch jener Zustand des Gebisses wieder verlassen wird, indem der Unterkiefer von *Aetobatis* sich wieder in der Symphyse vorstreckt. Er dient nun wie eine Schaufel zum Aufheben der Nahrung, während der Oberkiefer, der noch durch die Kopfflosse zum Theil bedeckt wird, an dieser sekundären Vorstreckung keinen Antheil nimmt. Diese Differenzierung führt nun aber zu dem Umgekehrten der sonst üblichen Ausbildung, da bei den älteren, frei schwimmenden Selachiern der Oberkiefer gewöhnlich zum Erfassen der Beute stärker vorgezogen ist als der Unterkiefer. Ich möchte glauben, dass diese durch die Lebensweise herbeigeführten Differenzierungen des Gebisses zum grossen Theil die verschiedenen Differenzierungen im Kopfskelet der Rochen erklären; aber ein mechanischer Nachweis wird freilich im einzelnen Falle hier schwer zu erbringen sein. Das Verhalten, welches uns *Torpedo* hinsichtlich der Verdünnung und Vorbiegung seiner Kieferbogen aufweist, hat sich entschieden erst wieder sekundär herausgebildet.

Das eigentliche **Hautskelet der Rochen** zeigt gegenüber den Haien keinerlei principielle Gegensätze. Wie wir bei den Haien Formen haben, denen Hautschuppen vollkommen fehlen (*Pleuracanthidae, Mesiteia sahel-almae*), so finden wir auch bei Rochen glatte Haut, wie namentlich bei den Torpediniden. Andererseits erlangen einige Rochen ein sehr entwickeltes Haut-

skelet, wie z. B. *Urogymnus asperrimus*, der geradezu in einem Panzer starrt. Eine solche Koncentration des Hautskelets in grössere Platten und Stachelschuppen findet sich aber auch z. B. bei *Echinorhinus* unter den Haien.

Dass dieselbe aber bei den Rochen eine allgemeinere Verbreitung und höhere Differenzierung erlangt, erklärt sich sehr einfach aus dem Leben dieser Formen. Alle Thiere, welche sich der Lebensweise auf dem Boden anpassen, verlieren einen Theil ihrer Aktivität, indem sie sich nach einer Seite hin ihrer Freiheit begeben. In dieser Beschränkung liegt aber der Vortheil, dass sie für den Schutz ihrer Unterseite keine Ausgaben zu machen brauchen. Indem sie für dieselbe die Vortheile der Unterlage ausnützen, werden sie in ihrer Lebensthätigkeit zu einer gewissen Passivität gedrängt. Die Organe, mit denen sie ihrer Umgebung gegenüber treten, werden mehr zu Schutz- als zu Angriffsmitteln. Die an exponierten Körperstellen vertheilten Stachelschuppen der Rajiden, die bisweilen gleichmässige Panzerung der Trygoniden, der Schwanzstachel der Centrobatiden und die elektrischen Organe der Zitterrochen liefern hierfür sehr charakteristische Belege. Auch die Hautbewaffnung von *Menaspis armata* liesse sich hier als Analogon aus einem anderen Formenkreise der Elasmobranchier anführen. Man kann wohl überhaupt sagen, dass im Allgemeinen das Hautskelet (vom Gebiss abgesehen) den passiven Lebensfunctionen entspricht, während das Innenskelet den activen dient.

Auch in histologischer Hinsicht besteht keinerlei principieller Gegensatz im Hautskelet von Rochen und Haien, dagegen werden wir später sehen, dass sich in den Besonderheiten der histologischen ebenso wie der morphologischen Form der Hartgebilde der Rochen sich zwei, unter einander sehr scharf geschiedene Differenzierungen geltend machen. Die Rhinorajiden zeigen in ihren Hartgebilden Pulpodentin, die Centrobatiden Vasodentin. Gemeinsame Charakterzüge treten uns aber entgegen in der Morphologie der Gebisse.

Da die spindelförmigen Haie ihre Nahrung in der freien Bewegung erhaschen, so sind ihre **Zähne** im Allgemeinen als scharfe Reiss- oder Schneidezähne entwickelt. Die auf dem Boden lebenden, platten Rochen fangen ihre Nahrung, indem sie sich mit dem breiten Körper auf dieselbe stürzen und die gefangene Beute dann zwischen ihren Kiefern zermalmen. Dementsprechend bilden die Zähne der Rochen ein zum Kauen und Zermalmen geeignetes, mehr oder weniger ebenes Pflaster, an dessen Bildung stets eine grössere Zahl von Längsreihen Antheil nimmt, während bei Haien nicht selten nur eine Längsreihe von Schneide- oder Reisszähnen gleichzeitig im Gebrauch ist (*Notidanus*, Spinaciden, *Carcharodon*, Carchariden). Die Form der Zähne passt sich ebenfalls dem gleichen Zwecke an.

Spitze Reisszähne, wie bei den Scylliden, sind bei den abgeplatteten Formen selten und treten dann meist als atavistische Erscheinung nur unter bestimmten Umständen ein, wie z. B. bei den Männchen der Rajiden. Im Allgemeinen herrschen stumpfe Zähne vor, die eine oder mehrere Längsleisten (in der Richtung des Mundes gerechnet) besitzen (*Rhynchobatus*), oder glatt sind (*Rhinobatidae*, *Rajidae*), oder eine Grube und Runzeln auf ihrer Oberseite tragen (*Trygonidae*), oder zu grösseren Zähnen verschmelzen (*Myliobatidae*). Infolge der engen Zusammendrängung erhalten die Wurzeln hierbei eine sehr charakteristische Form, indem dieselben durch Mangel an Raum in ihrer Grössenentwicklung beschränkt sind, und die bei Haien meist überstehenden Wurzelflügel zu kleinen Zapfen oder Leisten reduciert werden.

Da die Morphologie und Terminologie dieser merkwürdig geformten Zahngebilde bisher wenig berücksichtigt wurde, so möchte ich hier mit einigen Worten auf dieselbe eingehen. Die einzelnen Zähne der Selachier sind bekanntlich nicht in den Kiefern eingekeilt oder auf denselben angewachsen, sondern liegen in einer zähen Haut, auf welcher sie selbst und unter einander durch Bindegewebe fest verbunden sind. Während man daher einen einzelnen Zahn schwer aus dem Gebiss eines Selachiers heraus reissen kann, lässt sich das nur lose auf den Kieferknorpeln aufliegende ganze Gebiss mit Leichtigkeit von den Kiefern loslösen, besonders bei eingetretener Verwesung. Ein solches vom Ober- oder Unterkiefer losgelöstes Gebiss nennt man eine Zahnbinde. Die Umbildung von Zähnen, der Zahnersatz, erfolgt dadurch, dass sich in einer Hautfalte an der Innenseite der Kiefer zu gleicher Zeit eine ganze Reihe von neuen Zähnen bildet, deren jeder einem an derselben Stelle vor ihm gebildeten und nun nach aussen vor ihm stehenden Zahne entspricht. Dadurch entstehen zweierlei Reihen von Zähnen:

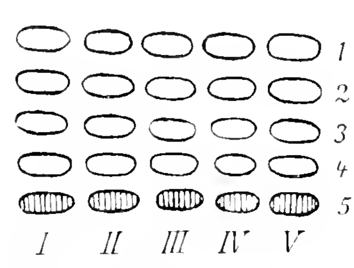


Fig. 3. Schematische Darstellung der Längsreihen (1—5) und Querreihen (I—V) eines Selachiergebisses.

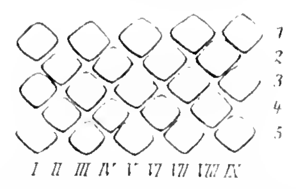


Fig. 3a. Die seitliche Zusammendrängung der alternierenden Querreihen bei den Gebissen der Rochen.

1. Längsreihen der zu gleicher Zeit entwickelten Zähne;

2. soviel Querreihen an derselben Stelle entwickelter Zähne, als neben einander im Gebiss stehen. Dies wird aus beistehender Figur 3 ersichtlich sein, wo die zu gleicher Zeit gebildeten Zähne (5) schraffiert sind und eine Längsreihe bilden, die nach einander an der gleichen Stelle entwickelten Zähne Querreihen (I, II, III u. s. w.) darstellen.

Die Anzahl der nach einander im Leben eines Selachiers entwickelten

Längsreihen von Zähnen dürfte viel grösser sein, als man wohl gewöhnlich glaubt. Man kann dies natürlich, da directe Beobachtungen hierüber schwerlich jemals gemacht werden dürften, nur aus zwei Factoren berechnen, erstens aus dem Winkel der Grössenzunahme der älteren und jüngeren Zähne der Querreihen eines Gebisses, und zweitens aus den absoluten Grössenunterschieden von Zähnen bezw. Zahnbinden sehr junger und sehr alter Individuen derselben Art. Eine hierauf begründete Berechnung an Gebissen von *Aetobatis* ergab z. B., dass bei dem ältesten vorliegenden Individuum dieser Form sich etwa 800—900 Zahnreihen nach einander gebildet haben mussten. Es würde, nebenbei bemerkt, natürlich von höchstem Interesse sein zu erfahren, wie schnell in solchem Falle der Zahnersatz vor sich geht, weil man daraus dann unmittelbar das Lebensalter der Individuen berechnen könnte. Ich glaube Grund zu der Annahme zu haben, dass Riesenexemplare, wie sie namentlich bei Myliobatiden vorkommen, hunderte von Jahren alt sind.

Die Querreihen sind einander um so mehr genähert, je stumpfer die Zähne sind, und je mehr sie zum Kauen und Zermalmen der Nahrung dienen. Von einem Hai wie *Chlamydoselache*, bei welcher die Querreihen von einander durch breite Zwischenräume getrennt sind, lassen sich alle Übergänge verfolgen zu Formen, bei denen die Zähne der benachbarten Querreihen einander so genähert sind, dass dieselben alternierend ineinander greifen und schliesslich zu einer Form wie bei *Aetobatis*, bei welcher Querreihen überhaupt nicht mehr vorhanden sind, sondern der ganze zu gleicher Zeit erfolgte Zahnersatz, also eine Längsreihe, durch einen einzigen langgestreckten Zahn repräsentiert wird, führen.

Während also das Verhältnis der Zähne zweier Querreihen je nach den Functionen des Gebisses ausserordentlich wechselt, zeigen die Zähne einer Querreihe zu einander ein sehr konstantes Verhalten. Hier greift immer der jüngere Zahn mit seiner Krone über die Wurzel der zwei vor ihm stehenden nächstälteren über und bewirkt dadurch die feste Verbindung dieser Zähne unter einander. Der Grad und die Art und Weise dieses Übergreifens ist allerdings auch sehr mannigfaltig und bietet mit der Verschiedenheit in der Stellung der Querreihen werthvolle systematische Unterschiede zwischen den später zu besprechenden Familien.

Aus der engen Zusammendrängung der Zähne resultieren gemeinsame Eigenthümlichkeiten der normalen Rochenzähne. Die auffallendste derselben ist die Reduction der Wurzel, welcher bei den Haien ausschliesslich die Befestigung der Zähne auf der bindegewebigen Unterlage zufällt. Bei den Rochen wird dagegen eine Verbindung der Zahnkronen unter einander herbeigeführt, indem dieselben mit flachen Zapfen und Gruben ineinander greifen. Dadurch bekommen die Zähne solcher Gebisse (das Gleiche gilt also auch

für *Mustelus*) einen bestimmten Habitus im Gegensatz zu den Zahnformen der Haie.

Als Schema eines Rochenzahnes könnte nebenstehendes Bild gelten. Krone und Wurzel sind stets scharf von einander geschieden; die letzteren sind zweiflügelig, und die Flügel ragen nach innen unter der Zahnkrone vor. Wenn eine Längskante über den Zahn verläuft, so ist dieselbe der Innenseite des Zahnes genähert; ich bezeichnete eine solche als „Längskante“ (LK); dieselbe kann sich median zu einer einwärts gerichteten Spitze erheben, wie bei Rajiden und Torpediniden. Wenn in der Richtung der Querreihen eine Kante auf dem Zahne entsteht, so ist dieselbe stets auf die Innenseite beschränkt, also eine „Innenkante“, welche bisweilen an der Basis in einen Zapfen, den „Innenzapfen“, ausläuft. Diese Kantenbildung entsteht durch das Übergreifen je zweier Zähne über den aussen vor ihnen stehenden.

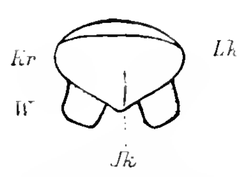


Fig. 4. Schema eines Rochenzahnes, derselbe von innen gesehen. *Kr* = Krone, *W* = Wurzel, *Lk* = Längskante, *Jk* = Innenkante.

Wenngleich wir auch bei Haien (*Mustelus*) den gleichen Zahnbau finden und demselben also keine primäre Bedeutung in phylogenetischer Hinsicht beimessen dürfen, sind doch die Verschiedenheiten im Bau der Rochenzähne, und namentlich ihrer von dem Wechsel der Lebensweise wenig beeinflussten Wurzeln, für die einzelnen Familien sehr charakteristisch.

Die Systematik und Stammesgeschichte der Rochen.

Joh. Müller und Henle hatten in ihrer klassischen Monographie der lebenden Plagiostomen*) die erste durchgreifende Eintheilung der Rochen gegeben. Dieselbe ist in ihren wesentlichen Punkten von den späteren Autoren beibehalten, indess in manchen Einzelheiten durch neuere Forschungen tiefer begründet und modificiert worden.

A. Günther, dessen Catalog der Fische des British Museum wohl gegenwärtig als Ausdruck der Anschauungen über die Systematik der lebenden Selachier gilt, ordnet und definiert die Familien der Rochen in folgender Weise:

1. Familie: Pristidae.

Die Schnauze sehr verlängert, sägeförmig mit seitlichen Zähnen besetzt. Einzige Gattung: *Pristis*.

2. Familie: Rhinobatidae.

Der Rumpf allmählich in den kräftigen Schwanz übergehend, welcher

*) Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841.

zwei Rücken- und eine Schwanzflosse trägt. Die Brustflossen nicht bis zur Schnauze ausgedehnt.

Gattungen: *Rhynchobatus*, *Rhinobatus*, *Trygonorhina*.

3. Familie: Torpedinidae.

Rumpf eine breite glatte Scheibe bildend. Gestrahlte Rücken- und Schwanzflossen meist vorhanden. Ein electrisches Organ.

Gattungen: *Torpedo*, *Narcine*, *Hypnus*, *Discopyge*, *Astrape*, *Temera*.

4. Familie: Rajidae.

Scheibe breit rhombisch meist rauh; Schwanz mit einer Längsfalte an jeder Seite. Brustflossen bis zur Schnauze ausgedehnt. Kein electrisches Organ. Kein gezähnelter Schwanzstachel.

Gattungen: *Raja*, *Psammobatis*, *Sympterygia*, *Platyrhina*.

5. Familie: Trygonidae.

Brustflossen ununterbrochen vor dem Kopf zusammenstossend. Schwanz ohne seitliche Längsfalten.

Gattungen: *Urogymnus*, *Ellipesurus*, *Trygon*, *Taeniura*, *Urolophus*, *Pteroplatea*.

6. Familie: Myliobatidae.

Die Seiten des Kopfes frei von Brustflossen. Ein Paar gesonderter Kopfflossen an der Schnauze.

A. Myliobatina:

Gattungen: *Myliobatis*, *Aetobatis*, *Rhinoptera*.

B. Ceratopterina:

Gattungen: *Dicerobatis*, *Ceratoptera*.

Wenn wir von einer von einzelnen Autoren vorgeschlagenen Zusammenfassung der Pristiden und Rhinobatiden absehen, so sind die älteren Eintheilungen der Rochen dadurch gekennzeichnet, dass die einzelnen Familien als gleichwerthig einander coordiniert erscheinen. Indessen wurde in der Reihenfolge der einzelnen Familien — gewöhnlich stillschweigend — zum Ausdruck gebracht, dass in den letzten Familien die eigenthümlichen Merkmale der Rochen schärfer zum Ausdruck kommen, als bei den ersteren; dass die an den Schluss gestellten Familien in ihrer Organisation den Haien ferner stehen, als die Pristiden und Rhinobatiden, die in ihrer gestreckteren Körperform und der geringeren Verbreiterung ihrer Rumpfscheibe sich den spindelförmigen Haien nähern. Besonders tritt dies da hervor, wo die Gattung *Pristiophorus* an den Schluss der Haie gestellt ist, um den Übergang von diesen zu *Pristis* und den echten Rochen zu bilden.

Durch die vergleichend anatomischen Arbeiten wurde die Kenntnis der Organisation jener Formen in vielen Punkten vertieft; da jedoch in diesen Arbeiten die einzelnen Organe, nicht aber die ganzen Organismen nach ihrem anatomischen Bau mit einander verglichen wurden, so wurde die Systematik und Stammesgeschichte der Rochen dabei nicht unmittelbar berührt. Haswell*) stellte zwar die systematisch wichtigen Resultate seiner vergleichenden Studien über den Skeletbau der Plagiostomen in anschaulicher Weise zusammen, änderte dabei aber die bisherige Ordnung und Auffassung der einzelnen Familien nicht. Dass von Seiten verschiedener Palaeontologen unvollkommen bekannte Plagiostomenreste den Rochen zugezählt wurden, änderte weder die systematische noch die phylogenetische Auffassung der genannten Familien.

Der erste Autor, welcher der Frage nach der Stammesgeschichte der Rochen energisch näher trat, war Hasse,**) der durch seine umfassenden Studien über die Wirbelsäule der Selachier auch viel Material zu phylogenetischen Betrachtungen dieser Formen gewann. Leider ist gerade bei den Rochen die palaeontologische Grundlage, auf welcher sich die oft sehr weitgehenden Schlüsse aufbauen, eine sehr unzuverlässige gewesen, so dass der von ihm geschaffene Stammbaum der Selachier mindestens in diesem Theile sehr wesentlicher Änderungen bedarf. Wenn wir uns hier auf das beschränken, was Hasse über die Stammesgeschichte der Rochen sagte, so sind zunächst einige Irrthümer zu berichtigen, durch welche er veranlasst wurde, Formen in die Stammesgeschichte der Rochen zu verflechten, welche unzweifelhaft nicht in diese Abtheilung gehören und in derselben am allerwenigsten als Ausgangsformen und Stammtypen zu verwerthen sind. Wenn wir von den älteren „Stammformen“ von *Onchus*, der doch wohl zu den Acanthodiern zu stellen ist, ferner von *Oracanthus* und *Gyracanthus*, die sicher nicht zu den typischen Selachiern gehören, absehen, so gilt Obiges namentlich von *Xenacanthus*, *Sphenonchus*, *Squaloraja*, *Janassa* und *Pristiophorus*.

Der Kopfstachel der Xenacanthiden, welchen Hasse mit den Schwanzstacheln einiger Rochen (*Centrobati m.*) in nähere Beziehung brachte, erweist sich schon histologisch als eine zu heterogene Bildung, als das er den Stacheln der Trygoniden und Myliobatiden homolog sein könnte, ganz abgesehen davon, dass die Xenacanthiden im Perm aussterben, und die ersten *Centrobati* erst aus der obersten Kreide bekannt sind.

*) Studies on the elasmobranch skeleton. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. Vol. IX. 1884.

**) C. Hasse: Das natürliche System der Elasmobranchier auf Grundlage des Baues und der Entwicklung ihrer Wirbelsäule. Jena 1879. Ergänzungsheft Jena 1885, und verschiedene einzelne Notizen.

Nach den trefflichen neueren Untersuchungen über die Organisation der Xenacanthiden kann von einer Zurechnung derselben zu den Rochen vollends keine Rede mehr sein.*)

Sphenonchus Ag. ist, wie sich durch die Untersuchungen von A. Smith Woodward ergeben hat, kein Zahn, sondern eine grosse Stachelschuppe vom Kopf *Acrodus*- und *Hybodus*-artiger Haie. *Janassa* aus dem oberen Carbon und Kupferschiefer hat ebenfalls mit Rochen nichts zu thun, obwohl sie als Uferbewohner eine abgeflachte Körperform gehabt haben mag. Dieselbe ist der jüngste Vertreter eines im unteren Carbon sehr verbreiteten Formenkreises, den man wegen der schuppig übereinander liegenden Zähne passend als *Lepidodontidae* (Schuppenzähner) bezeichnen könnte.

Squaloraja aus dem unteren Lias von Lyme Regis kann hinsichtlich seiner Rostralbildung in keiner Weise mit *Pristiophorus* in Beziehung gebracht werden; sein Rostrum besteht aus einer hohlen Kalkröhre, deren periphe- rische Theile aus zusammengeschmolzenen Kalkkügelchen bestehen, worauf vereinzelt sternförmige Dentinschuppen sitzen. Der Frontalstachel, den Hasse irrthümlich auf den Schwanz versetzt, hat den gleichen Bau; auch der Bau der Wirbelsäule zwingt, wie A. Smith Woodward**) besonders hervorhob, die Form zu den Chimäriden zu stellen.

Pristiophorus ist, wie ich in einer besonderen Abhandlung nachzuweisen versuchte, eine Form, die sich unmittelbar den Spinaciden anschliesst und in seiner Rostralbildung zu *Pristis* wohl Analogieen, aber keinerlei Homologieen aufweist.

Streicht man somit die obengenannten Formen aus der Stammesgeschichte der Rochen und sieht von der in systematischer Hinsicht zweifelhaften Gattung *Squatina* ab, so bleiben eben nur diejenigen übrig, die allgemein als Rochen betrachtet worden sind. Dieselben beginnen im oberen Jura Bayerns und Frankreichs mit denjenigen Formen, denen man von jeher eine vermittelnde Stellung zwischen Haien und Rochen einräumte, den Rhinobatiden.

*) Charles Brongniart: Études sur le terrain houiller de Commentry. Livre troisième. Faunes ichthyologique et entomologique par Charles Brongniart et Émile Sauvage. Faune ichthyologique. 1ère partie. St. Etienne 1888.

L. Döderlein: Das Skelet von *Pleuracanthus*. Zoologischer Anzeiger. No. 301. 1889.

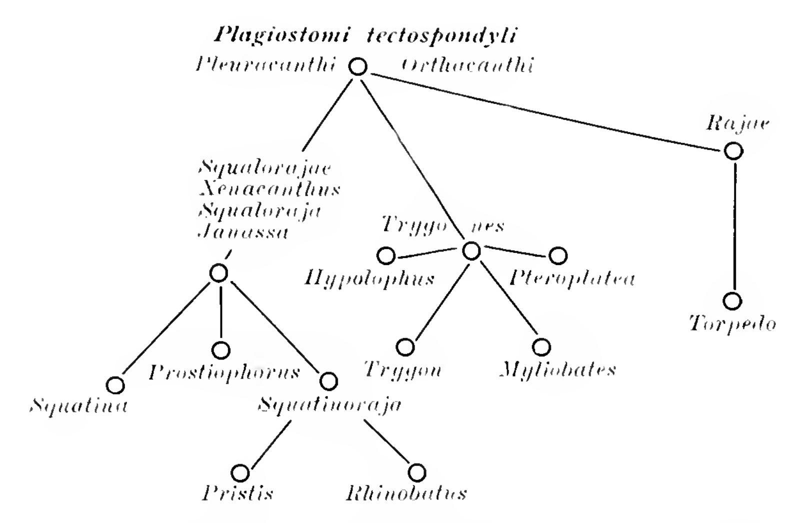
E. Koken: Über *Pleuracanthus* Ag. oder *Xenacanthus* Beyr. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin. März 1889.

Anton Fritsch: Die Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. II. Selachii. Prag 1889 pag. 95. und Bd. III. Prag 1890.

Vergl. auch die kritischen Referate des Verfassers über vorstehende Arbeiten im Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie. 1891. Bd. II. pag. 161—170.

**) Proceedings of the Zoological Society of London 1886 pag. 527, ebenda 1887 pag. 481 und Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part II. London 1891. pag. 41.

Was nun die weiteren Gruppierungen betrifft, die HASSE innerhalb seiner *Tectospondyli* vornahm, so wird dieselbe am bequemsten veranschaulicht durch den diesbezüglichen Theil der von ihm selbst entworfenen Stammtafel, welche ich nebenstehend unter Hinweis auf die oben berichtigten Irrthümer wiedergebe:



In neuerer Zeit hat G. B. HOWES*) eine Notiz über das Flossenskelet der Rochen veröffentlicht und äussert sich daraufhin über die phyletischen Beziehungen der Familien von Rochen wie folgt: „my own researches suggest that, setting aside the *Ceratopterina* (which may possibly be related to the *Rhinidae*) and *Pristis* (which has gone already), those Batoids which remain would fall into two great series one including the *Rhinobatidae*, *Rajidae*, *Trygonidae*, and most probably the *Myliobatidae*, which might be provisonally termed the *Batoidei veri*, as distinguished from the *Torpedinidae* or *Batoidei non veri*." Diese von den bisherigen Anschauungen durchaus abweichende Auffassung stützt sich lediglich darauf, dass bei den Rochen die Flossenstrahlen in verschiedener Weise an den Schultergürtel herantreten. Schon GEGENBAUR hatte auf diese Thatsache aufmerksam gemacht**) und daran folgende Schlussfolgerung geknüpft: „In der Thatsache, dass auch peripherische Elemente, wie die Radien, in die Basalreihe eintreten, und so dem Schultergürtel sich unmittelbar verbinden können, liegt das Fundament für die Erklärung der Brustflosse der Teleostier, wie von den Ganoiden aus nachgewiesen werden soll." Da nun aber die genannte Erscheinung unter den Selachiern erst bei deren jüngsten und am Weitesten differenzierten Typen hervortritt, den älteren, primitiveren Formen aber vollkommen fremd

*) Proceedings of the Zoological Society of London 1890. pag. 675—688.

**) Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 2. Die Brustflosse der Fische. Leipzig 1865. pag. 144

ist, so kann sie füglich nicht als Brücke zu den Teleostiern verwendet werden, die doch höchstens mit den ältesten, nicht aber mit den jüngsten Selachiern in phyletischem Connex stehen können. Es handelt sich in jener Ausbildungsform der Rochenflosse lediglich um eine Neuerwerbung, die durch die Ausdehnung der Brustflosse nach vorn und hinten veranlasst wurde. Naturgemäss stehen denn auch die verschiedenen Familien von Rochen in dem genannten Punkte auf sehr verschiedenen Stadien der Differenzierung, je nachdem mit der Ausdehnung der Flosse ihr Flossenskelet auseinander gezerrt ist. Bei Rajiden und Trygoniden ist dies im höchsten Grade der Fall, und bei diesen treten denn auch zahlreiche Flossenstrahlen unmittelbar oder unter Vermittelung neu gebildeter Basalknorpel an den Schultergürtel heran. Bei den älteren Rochen ist eine solche Differenzierung aber nur im Entstehen, wie bei den Rhinobatiden, oder wieder im Abnehmen begriffen, wenn die Ausdehnung der Brustflosse sekundär wieder abnahm, wie bei den Pristiden und Torpediniden. Die ganze Erscheinung dokumentiert sich sonach lediglich als eine Folge der Ausdehnung der Brustflossen. Da wir nun sehen, dass diese in verschiedenen Familien in analoger Weise fortschreitet bezw. rückgebildet wird, so darf den von Howes herangezogenen Differenzierungen noch weniger phyletische Bedeutung zugemessen werden als der absoluten Ausbreitung der Brustflossen an sich. Schon die Thatsache, dass nach jenen Principien die Pristiden ganz von den Rhinobatiden und die Ceratopterinen weit von ihren unmittelbaren Verwandten, den Myliobatiden, entfernt werden, muss uns davon überzeugen, dass jene Eintheilung der Rochen deren natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen in keiner Weise Rechnung trägt.

Wenn man bei einer Eintheilung der Rochen, wie dies naturgemäss zunächst geschah, wesentlich nur die Morphologie der lebenden Formen berücksichtigt, so mag die bisher übliche Systematik noch gerechtfertigt erscheinen. Eine Familie, wie z. B. die *Torpedinidae*, besitzt in dem electrischen Organ eine so charakteristische Eigenthümlichkeit, die überdies auch weitere Eigenschaften zur Folge hat, dass die lebenden Mitglieder dieser Familie einen wohl umgrenzten Formenkreis darstellen. Das Gleiche gilt von der Gattung *Pristis*, deren auffällige „Säge" und einige andere Eigenthümlichkeiten die Sonderstellung der Pristiden in eine eigene Familie zu bedingen scheinen. Bei anderen Familien erschwert das Vorhandensein lebender Zwischenformen eine klare Definition bisweilen schon beträchtlich. Obiges Verhältnis ändert sich ausserdem sehr wesentlich, wenn wir nicht nur die Individuen einer Entwicklungsphase — die lebenden Formen — ins Auge fassen, sondern auch deren fossilen Vorfahren bei Aufstellung der Systematik voll berücksichtigen. Indem ich dies im vorliegenden Falle versuchte und dabei neben der Morphologie und Histologie der Skelettheile möglichst auch deren biologische Funk-

tionen zur Erklärung von Analogieen heranzog, ergab sich, wie zu erwarten stand, dass die bisher als wohlbegründet erkannten Formenkreise im Wesentlichen als solche beizubehalten sind, dass aber deren bisherige Auffassung in Rücksicht auf unzweideutige Beziehungen der einzelnen Familien zu einander zu modificieren ist. Es zeigte sich, dass von den Rhinobatiden, als den ältesten echten Rochen, die Pristiden sowohl wie die Torpediniden und die Rajiden abzuleiten sind, dass diese drei letztgenannten Familien von den Rhinobatiden aus verschiedene Differenzierungsrichtungen eingeschlagen haben, mit diesen aber einen durch zahlreiche Eigenthümlichkeiten scharf charakterisierten Formenkreis bilden, den ich mit dem Namen *Rhinoraji* belegt habe. Mit derselben Klarheit erschien zunächst als negatives Ergebniss die Unmöglichkeit, die Trygoniden und Myliobatiden von diesem Formenkreise abzuleiten. Im Gegentheil ergab sich dann, dass diese Familien ebenfalls wie die *Rhinoraji* einen in sich geschlossenen Formenkreis bilden, der sich nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse erst in der oberen Kreideperiode in divergierende Zweige gespalten hat. Für die naheliegende und bisher gültige Annahme, dass diese beiden Formenreihen in früheren Perioden monophyletisch zusammenlaufen, liessen sich weder aus der vergleichenden Morphologie noch aus der Histologie dieser Formen positive Anhaltspunkte finden. Denn so weit wir die Verhältnisse jetzt übersehen können, zeigen die älteren Centrobatiden die charakteristischen Eigenthümlichkeiten ihrer lebenden Nachkommen schon in voller Schärfe und darin keinerlei Annäherung an die Rhinorajiden, welche zur Zeit des Auftretens der Centrobatiden bereits in die heutigen Differenzierungsrichtungen gespalten sind.

Eine Form dürfte vielleicht berufen sein, bei diesen Fragen noch eine wichtige Rolle zu spielen, es ist dies die *Squatina speciosa* H. v. Meyer. Die genaue Untersuchung derselben ist freilich so umfangreich geworden, dass ich das interessante Beobachtungsmaterial dieser Arbeit nicht mehr einfügen kann, sondern mich darauf beschränken muss hervorzuheben, dass die genannte Form zwar eine Mittelstellung zwischen Haien und Rochen wie *Squatina* einnimmt, aber von *Squatina* selbst namentlich durch den Mangel einer Terminal- und zweier Dorsalflossen, durch die durchaus rochenartige Bezahnung, durch anderen Bau des Schädels, durch das Vorhandensein von 6 Kiemenbogen und durch ein abweichendes Hautskelet sich unterscheidet.

Dass äusserlich so ähnlich gebaute Selachier, wie die Rochen, nicht eine monophyletische Gruppe bilden sollen, wird manchem Leser bedenklich erscheinen. Auch ich bin hier nur mit Widerstreben dem Druck der Thatsachen gefolgt und ja auch weit entfernt, diese nach dem dürftigen Material schwer zu beurtheilenden Verhältnisse jetzt schon für geklärt zu erachten. Eine Erwägung nur möchte ich der nachstehenden Erörterung der Organisation

der hier getrennten Kreise voranschicken. Die Organisation der verschiedenen Familien der Haie schwankt nur innerhalb enger Grenzen, sodass wir uns sehr wohl vorstellen können, dass die Vertreter verschiedener Familien durch die gleiche Lebensweise auf dem Boden zu äusserlich ähnlicher Körperform gelangten.

Indem wir *Squatina* von Alters her als einen Hai betrachten, geben wir zu, dass sich verschiedene Haiformen abplatten konnten, und der Umstand, dass *Squatina* dabei zahlreiche Rochencharaktere erwarb, zeigt uns, dass an verschiedenen Stellen ein Übergang von Haien zu Rochen denkbar ist. In den Einzelheiten werden wir bei Centrobatiden und Rhinorajiden auch Unterschiede genug finden, während diese in sich, ähnlich wie *Squatina*, eng geschlossene Typen bilden. Der Begriff „Rochen" bedeutet dann, ähnlich wie das Wort „Fisch", in dem hier vertretenen Sinne eine biologische, nicht aber eine phylogenetische Organisationsform.

Rhinoraji.

Wie sich aus der vorstehenden Besprechung ergiebt, sind die Pristiden in der Regel als nahe Verwandte der Rhinobatiden aufgefasst worden, während die Torpediniden entweder ganz abseits von den anderen gestellt oder an die Rajiden angeschlossen wurden. Treten wir also gleich an den Kern der Frage heran, und betrachten wir etwas eingehender die Organisation der Torpediniden.

Die Torpediniden.

Der alle Torpediniden charakterisierende Besitz electrischer Organe auf der Oberseite der Scheibe, muss deswegen als ein Merkmal von hohem systematischen Werth erscheinen, weil naturgemäss der Erwerb eines so eigenthümlichen Organs ganz besondere und lange Zeit gleich gebliebene Lebensverhältnisse ihrer Träger voraussetzt, und weil der Besitz einer für den ganzen Organismus so wichtigen Funktion auch eine Reihe weiterer Eigenthümlichkeiten nach sich ziehen musste. Aus diesen Gründen erscheint es naturgemäss, dass die electrischen Rochen*) eine Anzahl auffallender Eigenthümlichkeiten aufweisen und deshalb auf den ersten Blick als eng geschlossene und systematisch sehr selbstständige Abtheilung erscheinen.

Wollen wir nun aber die Phylogenie dieser electrischen Fische, d. h. also ihre Beziehungen zu ihren nächsten nicht electrischen Verwandten

*) Ich sehe hierbei von den Rajiden ab, bei welchen electrische Organe am Schwanz nachgewiesen sind.

untersuchen, so müssen wir den Formen zunächst das electrische Organ, dann aber auch diejenigen Eigenthümlichkeiten abstrahieren, welche durch den Besitz eines solchen mittelbar hervorgerufen oder direct beeinflusst erscheinen.

Ein schon äusserlich sofort in die Augen fallendes Merkmal besitzen die Torpediniden in dem vollkommenen Mangel jeder Hautbewaffnung, welche bei den anderen Rochen als Schutzmittel vorhanden und bisweilen sogar sehr hoch entwickelt ist. Wenn man von dem Schwanz absieht, so concentriert sich diese Hautbewaffnung bei den letzteren besonders auf der Mitte der Rumpfscheibe, also an der Stelle, welche durch ihre Erhabenheit bei den flach auf, bezw. im Boden ausgebreiteten Thieren am meisten exponiert ist. An dieser gleichen Stelle hat sich nun bei den Torpediniden das electrische Organ entwickelt, und es liegt doch wohl nahe anzunehmen, dass dasselbe unter einer starken Hautpanzerung seine Funktionen schlechter erfüllen könnte, ja dass überhaupt erst durch die Sensibilität einer wenig oder gar nicht gepanzerten Haut electrische Organe zur Entwicklung gelangten. Der Mangel der Hautpanzerung dürfte jedenfalls in naher Beziehung zu dem Besitz des electrischen Organes stehen und auch bei der Ermittelung der Phylogenie um so weniger in Betracht kommen, als wir sehen, dass sich dieser Zustand durch Rückbildung der ursprünglichen Beschuppung in verschiedenen Formenkreisen einstellt.

Betrachtet man ein Skelet einer *Torpedo*, wie solches nebenstehend nach einem trockenen Exemplar des British Museum dargestellt ist,*) so fällt an demselben im Gegensatz zu dem anderer Rochen auf, dass die Brustflossen weit auseinander gerückt sind. Dadurch treten die an sich schon nicht grossen Brustflossen im Verhältnis zur Grösse des Körpers sehr zurück. Diese an einem Skelet sofort in die Augen springende Eigenthümlichkeit der Torpediniden ist unzweifelhaft ebenfalls bedingt durch die electrischen Organe, welche sich jederseits der Wirbelsäule zwischen den Kiemen und den Flossen ausgebreitet und dadurch den Pectoralgürtel so auffallend in die Breite gedrängt haben. Die Kiemen füllen infolge dessen auch nicht mehr wie bei anderen Rochen den Raum zwischen den beiderseitigen Propterygien aus, sondern sind auf den mittleren Theil dieses stark verbreiterten Raumes beschränkt. Diese Verhältnisse sind aus der nebenstehenden Textfigur und der Abbildung Tafel VI ohne Weiteres ersichtlich, besonders wenn man diese mit den auf anderen Tafeln dargestellten Rochen vergleicht. Skelete, namentlich fossiler Torpediniden sind unstreitig an diesem Merkmal am Leichtesten als solche

*) Die Abbildung ist nach einem vorzüglichen trockenen Skeletpräparat gezeichnet, welches sich in der Entrance Hall des British Museum befindet und mir durch die Güte des Herrn A. Gunther zu obigem Zweck zur Verfügung gestellt wurde.

zu erkennen. Äusserlich freilich erscheint eine nicht skeletierte Torpedinide infolge ihrer verbreiterten Rumpfscheibe den typischen Rochen wie den Rajiden viel ähnlicher als den Rhinobatiden, sodass die Torpediniden auch nie den Halbrochen, sondern stets den „echten" Rochen zugezählt wurden. Aber diese Verbreiterung des Rumpfes beruht, wie gesagt, nicht auf der

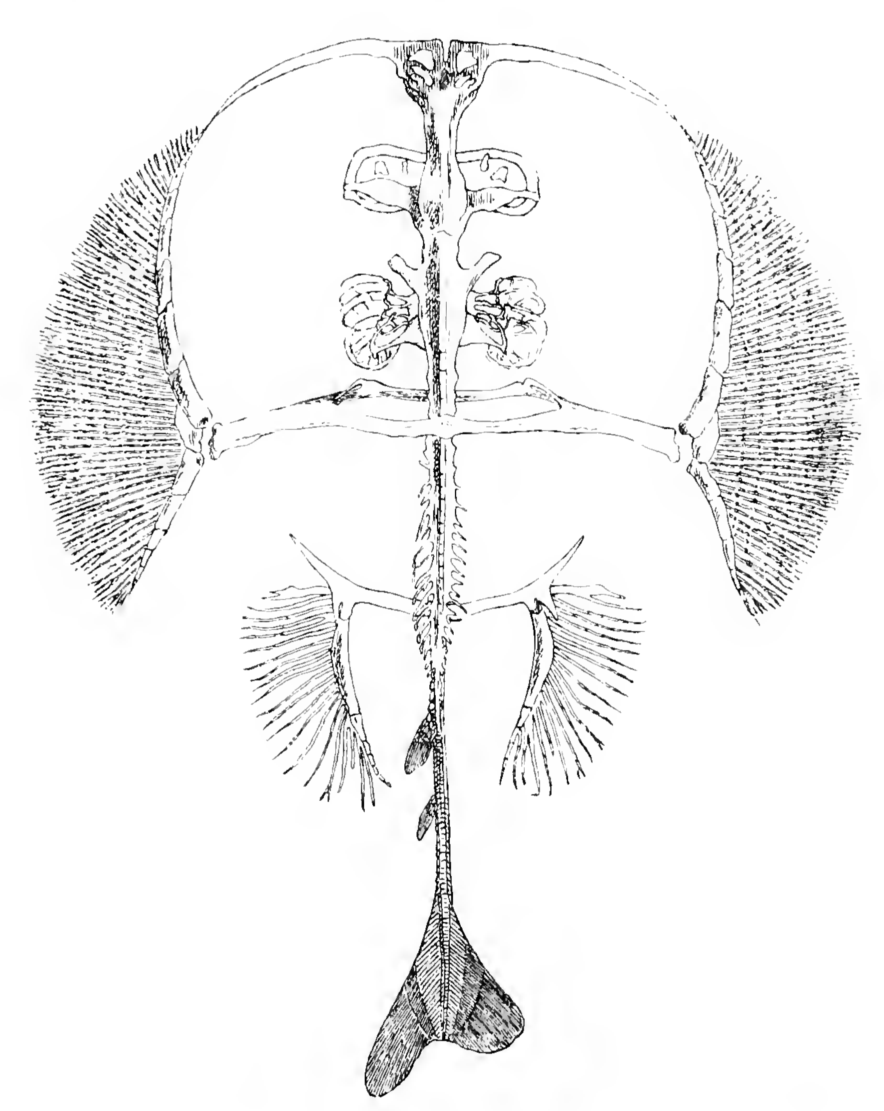


Fig. 5. Skelet eines *Torpedo* nach einem Exemplar des British Museum of Natural History, ungefähr in $^1/_8$ natürlicher Grösse.

charakteristischen Eigenschaft der echten Rochen, der starken Vergrösserung der Brustflossen, sondern der Einschiebung der electrischen Organe zwischen jene.

Wenn wir einen spindelförmigen freischwimmenden Hai als den Typus eines Selachiers betrachten und also die Körperform eines Rochen von der

Spindelform eines Haies ableiten, so ist, wie wir sahen, der Grund für diese Umgestaltung in der Lebensweise der Rochen auf dem Boden zu suchen. Wie ich oben nachzuweisen versuchte, ändert sich dabei die Schwimmbewegung, welche von dem Schwanz auf die Brustflossen übertragen und von letzteren durch vertikale Wellenbewegungen ausgeübt wird. Diejenigen Rochen nun, welche sich noch relativ viel bewegen, erlangen dabei mit einer sehr beträchtlichen Vergrösserung ihrer Brustflossen auch eine wohl entwickelte Schwimmfähigkeit.

Die Torpediniden nun sind unstreitig diejenigen Rochen, welche sich dem Leben auf dem Boden am meisten angepasst haben, indem sie sich in schlammigem Uferboden vollständig einsenken. Es erklärt sich daraus, dass die Schwimmfähigkeit und die Ausbildung der Brustflossen bei ihnen eine sehr geringe ist. Dieselben stehen in der Entwicklung dieses wichtigsten Rochencharakters hinter den Rhinobatiden zurück.

Unter den gleichen Gesichtspunkten wird schliesslich auch eine der wichtigsten Eigenthümlichkeiten der Torpediniden verständlich, die Ausbildung ihres Rostrums. Ein solches ist unzweifelhaft bei denselben vorhanden, allerdings in sehr verschiedenen Graden der Rück- bezw. Umbildung. Eine Rückbildung des Rostrums gegenüber den Rhinobatiden zeigt sich schon in der Verkürzung derselben. Dieselbe ist indess bei *Narcine*, wie ein Blick auf die nebenstehende Copie nach Henle und ein Blick auf die Tafel III abgebildete Art beweisen, noch so wenig durchgeführt, dass Henle bei Aufstellung dieser Gattung über die Bedeutung derselben nicht im Zweifel war und seine nahen Beziehungen zu der Rostralbildung von *Rhinobatus* klar hervorhob.*)



Fig. 6. Rostral- und Kopfskelet von *Narcine brasiliensis* v. Olfers von der Ventralseite. (Copie nach J. Henle.)

Was nun die besonderen Eigenthümlichkeiten in der Rostralbildung der Torpediniden betrifft, so sind entsprechend den verschiedenen Stadien von Rück- und Umbildung der Ethmoidalregion die Unterschiede bei den einzelnen Gattungen und Arten sehr beträchtlich, ja es scheint sogar, dass bei ein und derselben Art die Verschiedenheiten sehr bedeutend sein können, da die Beschreibungen dieser Theile seitens so genauer Beobachter wie Henle und Gegenbaur bisweilen erheblich von einander abweichen. Auch dies ist ein

*) l. c. pag. 3.

Beweis nicht für constante phyletische Eigenthümlichkeiten, sondern dafür, dass jene Bildungen in einem Übergangsstadium befindlich sind.

Stellt man sich die biologischen Unterschiede eines frei schwimmenden und eines sich in den Schlamm eingrabenden Fisches vor, so begreift man, dass den letzteren ein lang vorgezogenes Rostrum nicht sonderlich vortheilhaft sein kann, sondern eine rundliche, in sich leicht biegsame Scheibe das Endziel der Differenzierungen sein muss. Thiere mit dieser Lebensweise werden also, wenn sie zunächst noch ein längeres Rostrum besassen, dasselbe möglichst rückbilden. Unter diesem Gesichtspunkte erklären sich nun auch sehr einfach die an sich auffallenden Eigenthümlichkeiten in der Rostralbildung von *Narcine*. Diese Form besitzt, wie ein Blick auf Fig. 6 pag. 72 zeigt, neben dem noch verhältnismässig grossen Rostrum merkwürdige, hirschgeweihartige Knorpel und einzelne isolierte kleine Knorpel am Vorderrand der Scheibe. Diese auffallend geformten Hartgebilde dienen Muskeln und Sehnen zur Stütze, wie Henle*) hervorhob, und diese letzteren haben augenscheinlich den Zweck, durch vertikale Bewegungen des Vorderrandes der Scheibe dem Thier das Eingraben in den Schlamm zu erleichtern. Wir finden also mit jener Rückbildung der Ethmoidalregion Umbildungen Hand in Hand gehen, welche durch die Lebensweise dieser Formen hervorgerufen sind und, wie man glauben möchte, die Mittel zu ihrer Entstehung ontogenetisch aus den in Rückbildung begriffenen Elementen des Rostrums genommen haben.

Sehen wir nun von den bisher besprochenen Eigenthümlichkeiten ab, welche mittelbar oder unmittelbar durch den Besitz der electrischen Organe bedingt sind, so finden wir in allen übrigen Eigenthümlichkeiten der Torpediniden eine vollkommene Übereinstimmung mit den entsprechenden Gebilden der Rhinobatiden. Da es für den phylogenetischen Zusammenhang beider Familien genügt, die Verwandtschaft von *Narcine* mit den Rhinobatiden zu erweisen, so erinnere ich hier zunächst an die diesbezüglichen Beobachtungen von Henle und Gegenbaur, welche fast in allen Punkten ergeben, dass der anatomische Bau der Torpediniden, bezw. von *Narcine*, sich am Engsten an den der Rhinobatiden anschliesst. Eine von der vorstehenden abweichende Auffassung von *Narcine* hat nur Hasse vertreten und in diesem Falle sogar sehr bestimmt erklärt, dass er mit Hülfe eines Schwanzwirbelstückes von *Narcine brasiliensis* und *Astrape dipterygia* in den Stand gesetzt war, „die Stammesgeschichte von *Torpedo* vollkommen aufzuklären." Seine diesbezügliche Auffassung geht dahin, dass *Narcine* die phylogenetisch jüngste Torpedinide sei, während *Astrape* und *Torpedo* als die älteren Typen den Formenkreis der

*) l. c. pag. 6.

Zitterrochen an die *Rajae microrhynchi* anschliessen sollen. Als Beleg für diese letztere Auffassung fügt er hinzu, dass bei *Narcine* die Zähne stumpf, bei *Torpedo* aber spitz seien. Da nun, schliesst er weiter, die spitze Zahnform die ursprüngliche sei, so müsse *Narcine* jünger sein als *Torpedo*. Diese Folgerung ist jedenfalls unzutreffend, denn es ist doch durch nichts bewiesen, dass die spitze Zahnform der Torpediniden noch primär und nicht vielmehr sekundär erworben ist. Wenn die ältesten Rochen, die wir kennen, noch spitze Zähne hätten, dann liesse sich über die Wahrscheinlichkeit der Hasse-schen Annahme reden, so aber liegt die Wahrscheinlichkeit gerade auf der gegentheiligen Seite. Weil die ältesten Rochen stumpfe, echte Rochenzähne besitzen und diese auch, wie wir sahen, mit dem Erwerb der Rochengestalt in besten Einklange stehen, dürfen wir mit Sicherheit annehmen, dass in den Fällen, wo bei jüngeren Rochen, wie den Männchen der Rajiden oder den weitest differenzierten Torpediniden, spitze Zähne dauernd oder zeitweilig auftreten, diese sich sekundär wieder zugespitzt haben. Auch die Gestalt derartiger Rochenzähne lässt nur diese Auffassung zu, wie wir oben bei Besprechung der Rochengebisse sahen. Die von Hasse also nicht richtig gedeuteten Thatsachen stehen aber im besten Einklange mit der hier vertretenen Auffassung von *Narcine* als einer Zwischenform zwischen Rhinobatiden und typischen Torpediniden, welche sich entweder wie *Torpedo*, namentlich in der Untergattung *Gymnotorpedo* Fritsch, als die höchst differenzierten electrischen Rochen*), oder wie *Discopyge*, *Hypnus*, *Astrape* und *Temera* schon durch die Rückbildung anderer Selachiercharactere als jüngere aberrante Typen erweisen. Gerade weil die Narcinen im Gegensatz zu den weiter entwickelten Zitterrochen noch stumpfe Rochenzähne haben, stehen sie, und das Gleiche gilt auch von *Discopyge*, den Rhinobatiden noch wesentlich näher als ihre Verwandten. Auch der Umstand, dass der Schwanz, dieses Luxusorgan der Rochen, und seine Flossen bei den letztgenannten Gattungen mehr und mehr verkümmern, derart, dass derselbe bei *Hypnus* zu einem unscheinbaren Anhängsel wird, und bei *Astrape* eine, bei *Temera* beide Dorsalflossen verliert, beweist, dass sich diese Typen als Rochen weiter entwickelt haben als *Narcine* und die Rhinobatiden.

Dass *Narcine* im Gegensatz zu den Rhinobatiden noch Lippenknorpel besitzt, kann nicht für eine phyletische Sonderstellung dieser Gattung sprechen, da Lippenknorpel wohl unzweifelhaft als eine primäre Stammeseigenthümlichkeit des Kreises von Selachiern zu betrachten sind, zu welchen die Rhinorajiden die meisten Beziehungen bieten. Besonders in die Augen fallend sind dagegen die Übereinstimmungen im Bau der Flossen, sowohl der

*) Vergl. G. Fritsch: Die electrischen Fische, 2. Abtheilung. Die Torpedineen. Leipzig 1890.

Brust wie der Beckenflossen; hervorheben möchte ich ferner die Gestalt des Beckenknorpels, der seitlich vordere Stützfortsätze trägt, den Bau der Rippen, der Wirbelsäule, des Schwanzes, der seitlichen Längsfalten des letzteren und des Baues und der Stellung der unpaaren Flossen. Da sich diese Eigenthümlichkeiten von den Rhinobatiden auch auf die Rajiden übertragen haben, so werden wir später noch Gelegenheit haben, auf dieselben zurückzukommen. An eine Eigenschaft mag indess noch besonders erinnert sein, weil dieselbe so charakteristisch ist für *Narcine*, und analoge Bildungen namentlich bei *Rhinobatus* bekannt sind, nämlich die sonderbaren Klappen im Mund hinter den Kiefern, welche von Henle ausführlich besprochen worden sind*).

Eingehender würden diese Anschauungen erst an der Hand zahlreicher Abbildungen darzulegen sein. Ich glaube mich aber vorläufig auf diese Hinweise beschränken zu können, da, wie mir scheint, die hier vertretene Auffassung der Torpediniden durchaus im Einklang steht mit den Thatsachen der Zoologie und Palaeontologie und mit den Ansichten der älteren Autoren.

Die Pristiden.

Wenn wir so auf der einen Seite in den Torpediniden Rhinobatiden erkennen, welche durch ihre extreme Anpassung an das Leben in schlammigem Boden eine typische scheibenartige Rochengestalt erlangten, so können wir auf der anderen Seite in den Pristiden Formen erblicken, die von den Rhinobatiden aus den entgegengesetzten Weg der Differenzierung eingeschlagen haben und wieder zu frei schwimmenden spindelförmigen Selachiern geworden sind. Die bisherige Auffassung der Pristiden scheint allerdings dieser Auffassung diametral entgegengesetzt; infolge dessen bedarf der hier vertretene Standpunkt einer eingehenderen Begründung.

Wenn man nach der bisherigen Auffassung die Pristiden als ein Bindeglied zwischen spindelförmigen Haien und scheibenförmigen Rochen betrachtet, so liegt der Grund hierzu unstreitig in der gestreckten, haiartigen Form der Pristiden. Diese haiartige Spindelform betrachtet man danach als eine primäre Eigenthümlichkeit dieser Familie, man leitet dieselbe phylogenetisch direct von Haien ab und betrachtet z. B. die Rhinobatiden als die von den Haien phyletisch weiter entfernten Rochen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen aber verschiedene Eigenthümlichkeiten der Pristiden völlig unverständlich. Es wäre durchaus kein Grund dafür geltend zu machen, dass die Brustflossen von *Pristis* nicht den Typus bewahrt hätten, den die

*) l. c. pag. 17 und 18.

unter gleichen Bedingungen lebenden Haie ausnahmslos besitzen, sondern dass dieselben sich nach vorn ausgebreitet haben, wo sie durch Antorbitalknorpel mit dem Kopf in Verbindung treten. So mannigfach auch bei den Haien die Brustflossen gebaut sind, so zeigt doch kein Hai im Geringsten eine Annäherung an das Verhalten, wie es uns bei *Pristis* entgegentritt. Dieses kann nur verständlich werden durch eine Lebensweise auf dem Boden, wie sie eben die anderen Rochen haben. Die ventrale Lage der Kiemenspalten ist, wie ich an anderer Stelle*) nachzuweisen versuchte, eine Folgeerscheinung jener Ausbreitung der Brustflossen nach vorn und unterliegt also derselben Beurtheilung wie diese. Ähnlich liegt der Fall hinsichtlich des Mangels der äusseren Kiemenbögen und der Verschmelzung der vorderen Wirbel. Diese Verhältnisse bleiben unverständlich, so lange wir annehmen, dass die Vorfahren der Pristiden immer die Spindelform der Haie hatten, sie erklären sich aber in der natürlichsten Weise, sobald wir annehmen, dass die Vorfahren der Pristiden auf dem Boden lebten wie die anderen Rochen.

Während wir also die Organisation der Pristiden nicht in Einklang bringen können mit der der Haie, passt sie, von der haiähnlichen Gestalt und der Säge abgesehen, in allen Stücken vorzüglich zu der Organisation gewisser Rochen, namentlich der Rhinobatiden. Der fast absolut gleiche Bau der Brust- und Beckenflossen, die Form des Beckens mit den kurzen seitlichen Stützfortsätzen, die Zahl, Stellung und innere Organisation der Rückenflossen, die Form des Schwanzes und seiner Flosse fallen sofort in die Augen. Nimmt man dazu die vielfachen Beziehungen, welche nach Gegenbaur im Kopfskelet beider Familien existieren, so wird man zugeben müssen, dass der Skeletbau von *Pristis* in auffälligster Weise dem der Rhinobatiden gleicht. Auf einige Punkte möchte ich hier noch specieller eingehen, da dieselben, wie mir scheint, bisher noch keine Beachtung gefunden haben, ich meine die Gebisse und das histologische Verhalten der Zähne.

Was zunächst die letzteren anbetrifft, so ist schon die Form derselben für die hier zusammengefassten Formenkreise sehr charakteristisch.

In nebenstehenden Textfiguren habe ich Zähne von *Rhynchobatus* (Fig. 7), *Rhinobatus* (Fig. 8) und *Pristis* (Fig. 9) dargestellt.

Der erstere (Fig. 7), eine neue Art aus dem Mitteleocän Belgiens repräsentierend, steht im Zahnbau dem lebenden *Rhynchobatus djeddensis* sehr nahe, unterscheidet sich aber von diesem durch stärkere Aufwölbung der Krone und kräftigeren Bau im Allgemeinen. Um ihn specifisch zu fixieren, nenne ich ihn *Rhynchobatus Vincenti* n. sp., zu Ehren des Herrn Vincent

*) Über die Kiemenstellung und die Systematik der Selachier. l. c. pag. 54.

in Brüssel, welcher mir Zähne dieser wie der nachher zu besprechenden Art in liberalster Weise überliess. Der Zahn ist hier von aussen abgebildet und lässt die gewölbte Krone mit einer flachen, vorderen Kante und einem schwach entwickelten, vorderen Zapfen, sowie die Form der Wurzel deutlich erkennen. Die Zähne des lebenden *Rhynchobatus ancylostoma* sind durch zahlreiche Querwurzeln auf der Oberseite der Krone von diesem Typus unterschieden.





Fig. 7. Zahn von *Rhynchobatus Vincenti* n. sp. aus dem Eocän (Bruxellien) von Woluwe St. Lambert bei Brüssel. Die obere Figur von innen, die untere von unten auf die Wurzel gesehen. 7 mal vergrössert. Original in Coll. Jaekel.

Fig. 8 stellt ebenfalls einen Zahn aus dem mittleren Eocän von Brüssel dar und ist seiner Form nach der Gattung *Rhinobatus* unterzuordnen. Da er sich, abgesehen von kleineren Unterschieden, durch die starke Entwicklung seitlicher, nach vorn verlaufender Zapfen der Krone von den übrigens untereinander wenig verschiedenen Zähnen der lebenden Arten unterscheidet, möchte ich ihn ebenfalls mit einem besonderen Namen *Rhinobatus bruxelliensis* n. sp. kennzeichnen.



Fig. 8. Zahn von *Rhinobatus bruxelliensis* n. sp. aus dem Eocän (Bruxellien) von Woluwe St. Lambert, von innen, 9 mal vergrossert. Original in Coll. Jaekel.

Der dritte Zahn (Fig. 9) gehört der lebenden Gattung *Pristis* und zwar *Pristis antiquorum* an. Ich bemerke hierbei, dass mir fossile Zähne von *Pristis* nicht bekannt geworden sind und solche wegen ihrer ausserordentlichen Kleinheit auch wahrscheinlich isoliert immer dem Auge des Sammlers entgehen werden. Diejenigen Zähne aus dem Miocän von Baltringen, welche von Probst*) zu *Pristis* gestellt wurden, gehören zu *Rhynchobatus* und zwar wahrscheinlich zu einer einzigen Art. Dass ein so vorzüglicher Beobachter wie Probst sich hierin täuschte, ist der beste Beweis, wie ähnlich die Zähne beider Gattungen sind.



Fig. 9. Zahn von *Pristis antiquorum*, von innen, 12 mal vergrossert. Original in Coll. Jaekel.

Das Gemeinsame der besprochenen und abgebildeten drei Zahntypen beruht ausser ihrer Übereinstimmung im histologischen Bau, namentlich in der Form der Wurzel, welche viertheilig erscheint, indem sich an den grossen seitlichen Gefässlöchern Einstülpungen bilden, welche die beiden Flügel der Wurzel theilen und zweitens in der Form des gerundeten, median nach aussen auf der Wurzel ruhenden Zapfens. In diesen Eigenthümlichkeiten stehen sich die Zähne der drei Gattungen ausserordentlich nahe und sind daran von den übrigen Rochenzähnen, besonders denen der Trygoniden, sofort zu unterscheiden. Auch bei

*) Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische aus dem Molasse von Baltringen. II. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. 1877. pag. 90.

Torpediniden, namentlich bei *Narcine* und *Discopyge* macht sich dieser Innenzapfen noch etwas bemerkbar.

Darin nun, dass die Pristiden als die nächsten Verwandten der Rhinobatiden aufzufassen sind, stimmen die Ansichten der Forscher, mit Ausnahme von Howes*), überein. Die weitere hier vertretene Auffassung, dass die Pristiden als jüngerer Seitenzweig der Rhinobatiden betrachtet werden müssen, steht aber nicht nur mit den Organisationsverhältnissen beider Familien, sondern auch, wie wir sehen werden, mit der palaeontologischen Entwicklung ihrer Vertreter im besten Einklang.

Die ältere Auffassung, dass die Pristiden Zwischenformen zwischen Haien und Rhinobatiden seien, die sich nur auf die äussere Körpergestalt der Pristiden stützte, hat allerdings Hasse**) auf Grund des Baues ihrer Wirbelsäule zu stützen gesucht.

In seinen diesbezüglichen Studien äussert er sich zunächst über die phyletische Stellung von *Pristis****) wie folgt: „Im Baue der Wirbel zeigt sich *Pristis* jünger als die Rhinobatiden." Als besonders nahe verwandt von den letzteren führt er den *Rhinobatus Thouini* an, den er als einen alten Typus von Rhinobatiden betrachtet. Im Gegensatz hierzu stellt nun aber Hasse an anderer Stelle die Pristiden als Zwischenformen zwischen seinen *Squatinorajae* und den Rhinobatiden hin. Wenn er indess als Grund für diese Auffassung das haiartige Aussehen von *Pristis* und dessen Säge anführt, welche auf das Lebhafteste an die von *Pristiophorus* erinnere, so müssen wir diesen Combinationen gegenüber an der Thatsache festhalten, dass die Organisation von *Squatina* und *Squaloraja*, sowie im besonderen die Sägenbildung des *Pristiophorus* keine Verwandtschaft ihrer Träger mit *Pristis* involvieren.

Indem Hasse obige Auffassung, dass *Rhinobatus* älter, *Pristis* dagegen jünger sei, mit histologischen Belegen stützt, schliesst er doch auch selbst die Möglichkeit aus, dass *Pristis* die echten Rochen, die Rhinobatiden, mit haiartigen Vorfahren der Rochen verbinde. Man fühlt aber auch aus anderen Stellen des Hasse'schen Werkes den Wunsch heraus, *Pristis* dem System entsprechend als eine Zwischenform zwischen Haien und Rhinobatiden hinzustellen. So sagt er†) nach Besprechung der Wirbel von *Aellopus elongatus* aus den oberjurassischen, lithographischen Schiefern von Solenhofen, der sich inzwischen als ein Schwanz von *Rhinobatus* herausgestellt hat, Folgendes:

*) Vergl. oben pag. 66.
**) l. c. Besonderer Theil (IV), pag. 104.
***) l. c. pag. 104.
†) l. c. pag. 106.

„Betrachtet man die, wie AGASSIZ richtig bemerkt, fast ebenso hohen wie langen Wirbel, so fallen einem vor allen die dicken, aufgewulsteten Enden in die Augen, welche, abhängig von der Massenentwicklung des centralen Doppelkegels, den Pristiophoriden durchaus fehlen, dagegen einzelnen fossilen Rhinobatiden, vor allem aber den Pristiden, ausserdem allerdings auch bei den Myliobatiden eigenthümlich sind. Dieses Verhältniss erscheint mir insofern interessant, als *Aellopus* sich dadurch als eine Mittelform zwischen *Rhinobatus* und *Pristis*, vielleicht als eine Stammesform der letzteren herausstellt und das ist um deswillen wichtig, weil die Bildung einer Säge, eines verlängerten Rostrum, bei den Rhinobatiden verschwunden oder unterdrückt ist, während sie bei den Pristiden volle Entwicklung zeigt.“ Nachdem jener *Aellopus* ein echter *Rhinobatus* geworden ist, und man mit gutem Gewissen *Squaloraja* und *Pristiophorus* aus dem Stammbaum der Rochen streichen kann, liegt keinerlei Veranlassung mehr zu der Annahme vor, dass die extreme Differenzierung des Rostrums bei *Pristis* primitiver sei als die einfachere Ausbildung desselben bei den stammesgeschichtlich älteren Rhinobatiden. Während sich also diese Combinationen über die Stellung der Pristiden als haltlos und im Widerspruch mit verschiedenen Thatsachen erweisen, bleibt die andere Äusserung HASSE's, welche auf den Vergleich des Wirbelsäulenbaues der Pristiden und Rhinobatiden basiert ist, bestehen, dass „*Rhinobatus* älter, *Pristis* dagegen jünger“ sei. Wir finden also auch hier, wenn wir uns den Kern von Thatsachen aus den Combinationen herausschälen, dass die Pristiden den Rhinobatiden am nächsten verwandt und von ihnen abzuleiten sind.

Werfen wir nun noch einen Blick auf die geologische Entwicklung bezw. das zeitliche Auftreten der hier in Betracht kommenden Formen, so finden wir, dass durch diese die oben vertretenen Auffassungen negativ*) wenigstens vollkommen bestätigt werden. Wir kennen bisher keine Form, die mit dem geschilderten Entwicklungsgange in Widerspruch stände, sondern alle bisher bekannten Formen reihen sich denselben ohne jeden Zwang und ohne einseitige Betonung einzelner Merkmale in der einfachsten Weise ein.

*) Den Ausdruck „negativ“ meine ich insofern, als der bisherige Stand unserer Kenntnisse nicht positiv entscheidend sein kann für die thatsächliche Verbreitung der Formen. Eine positive Wahrscheinlichkeit wird allerdings durch die zahlreichen, bisher bekannten Funde geschaffen, aber die Möglichkeit bleibt natürlich bestehen, dass durch neue Funde die Lebensdauer einzelner Formen oder Formenkreise zurückgeschoben werden könnte.

Aus dem Jura kennen wir, abgesehen von der auffallend constant gebliebenen Gattung *Squatina*, nur Zwischenformen von Haien zu Rochen, die systematisch den Rhinobatiden untergeordnet werden.

Die älteste unzweifelhafte Torpedinide ist die auf Tafel III abgebildete *Narcine*, also ein Vertreter derjenigen Gattung, welche anerkanntermaassen eine vermittelnde Stellung zwischen Rhinobatiden und den echten *Torpedines* einnimmt. Dass Hasse**) einzelne isolierte Wirbel aus der obersten Kreide und dem Eocän von Belgien auf ***Narcine*** bezog, steht damit ebenfalls in bestem Einklang.

Eine andere diesbezügliche Beobachtung machte ich gelegentlich eines Besuches von Lyon in dem dortigen palaeontologischen Museum, dessen Leiter mir ihre reichen Schätze in bereitwilligster Weise zur Untersuchung überliessen. Es betrifft dies ein leider vorn und hinten fragmentäres Skelet eines Rhinobatiden aus der oberen Kreide des Libanon. An diesem sind die Brustflossen so breit auseinander gerückt, dass zwischen den Kiemen und den Propterygien ein relativ breiter Raum entsteht. Für denselben weiss ich keine andere Erklärung als die Annahme, dass in ihm electrische Organe ihren Platz fanden. Vielleicht bringen weitere Untersuchungen genauere Belege dafür, dass diese Form noch die letzten Unterschiede überbrückt, die zwischen *Narcine* und den Rhinobatiden zu finden sind, wenn es auch, wie gesagt, einer solchen Bestätigung kaum mehr bedarf, um eine nahe Verwandtschaft der Rhinobatiden und Torpediniden für ausgemacht gelten zu lassen.

Ganz analog liegt der Fall mit dem geologischen Auftreten der Pristiden. Formen, die der heut lebenden *Pristis* nahe stehen, kennen wir erst aus dem Tertiär. Aus dem ältesten Tertiär liegen Typen, wie *Propristis* und *Amblypristis* vor, die in der Sägenbildung einfachere Differenzierungen aufweisen*), und in der oberen Kreide des Libanon tritt uns in dem *Rhinobatus tenuirostris* Dav. eine Form entgegen, die bereits eine ausserordentliche Verlängerung des Rostrums zeigt, wie wir sie auch nicht annähernd bei lebenden Rhinobatiden kennen.

Nach Alledem scheint es mir unbestreitbar, dass Rhinobatiden die Stammformen sowohl von Torpediniden wie von Pristiden sind; dass erstere durch das Leben im Uferschlamm ihre Rocheneigenschaften weiter ausbildeten, während die Pristiden mit ge-

*) l. c. pag. 178.

**) W. Dames: Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel des Birket-el-Qurûn im Fajum (Ägypten), pag. 138. Sitzungsberichte der kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1883

streckter Körperform zur pelagischen Lebensweise der Haie zurückkehrten.

Hiernach wäre es vielleicht nicht unzweckmässig, die so zusammengehörigen Familien in eine systematische Einheit zusammenzustellen und sie etwa als *Hemibatidae* zu bezeichnen. Eine fest geschlossene Einheit würde dieser Formenkreis aber insofern nicht bilden, als die *Platyrhinidae* eine vermittelnde Stellung zwischen den echten Rhinobatiden und den Rajiden einnehmen und dadurch die letzteren an den vorher besprochenen Kreis anschliessen.

Die Rajidenreihe.

Die Gattung *Platyrhina* wurde von ihren Begründern Joh. Müller und J. Henle*) mit *Rhinobatus* und *Trygonorhina* in die Gruppe der *Rhinobatides* gestellt, während sie A. Günther**) zu der Familie der Rajiden rechnet. In dieser Verschiedenheit der Auffassung liegt schon ein Beleg dafür, dass *Platyrhina* Eigenschaften beider Familien besitzt und deshalb zwischen beiden eine vermittelnde Stellung einnimmt.

Zur Unterscheidung der verschiedenen Rhinobatidengattungen ist in erster Linie die Form der oberen Nasenklappe systematisch verwerthet worden. Bei der Gattung *Rhinobatus* im Sinne von Müller und Henle erreichen die oberen Nasenklappen nicht den inneren Winkel des Nasenloches, bei *Syrrhina* M. & H. thun sie dies, ohne sich indess median zu verbinden; das letztere geschieht dann bei *Platyrhina*, aber insofern unvollkommen, als es nicht zur Bildung einer grösseren Nasenklappe kommt, wie eine solche schliesslich bei *Trygonorhina* in typischer Entwicklung vorliegt. Wenn nun aber auch in dieser Hinsicht durchgreifende Unterschiede zwischen den genannten Gattungen bestehen mögen und dieselben für die Unterscheidung lebender Formen ein bequemes Hülfsmittel sind, so wird doch Niemand bestreiten, dass die verschiedenen Stadien jener Differenzierung unmöglich eine tiefere morphologische Bedeutung in der Organisation jener Thiere besitzen können, dass die Ermittelung ihres phyletischen Entwicklungsganges besser auf die Differenzierung formgebender Organe zu begründen sei. Ein solches ist uns gegeben in der auch palaeontologisch gut controllierbaren Entwicklung der Brustflossen.

Die Platyrhiniden entfernen sich in diesem Punkte in sehr bemerkenswerther Weise von den Rhinobatiden, indem ihre Brustflossen sich beträchtlich nach vorn ausdehnen. Unter den Rhinobatiden macht sich diese Tendenz

*) Systematische Beschreibung der Plagiostomen. Berlin 1841. pag. 125.

**) Catalogue of the fishes in the British Museum. London 1870. Vol. VIII. pag. 470.

schon bei *Trygonorhina* bemerkbar, aber bei *Platyrhina sinensis* ist sie weiter ausgebildet und bei *Platyrhina Schönleini* soweit gediehen, dass die vorn nahezu zusammenstossenden Brustflossen eine vollkommen abgerundete Scheibe bilden (vergl. Taf. II). Die Skeletbildung schliesst sich dabei aber noch insofern an das Verhalten der Rhinobatiden an, als die Brustflossenstrahlen vorn nur stark vorwärts gerichtet sind, aber noch nicht am Kopfskelet direct articulieren. Dies ist für die Platyrhiniden ein sehr charakteristisches Merkmal, woran man namentlich fossile Skelete sofort leicht von den äusserlich ähnlich umrandeten der Rajiden und Trygoniden unterscheiden kann. Auch das fällt bei Platyrhiniden auf, dass die einzelnen Brustflossenstrahlen relativ breit sind, sodass die Zwischenräume zwischen den einzelnen Strahlen sehr schmal werden. Dadurch erscheinen die Strahlen und der ganze Flossenbau ungemein kräftig.

Durch diese Ausdehnung der Brustflossen wird die äussere Körperform der Platyrhiniden sehr viel rochenartiger als die der Rhinobatiden, und nähert sich der Gestalt der Rajiden so, dass A. GÜNTHER dieselben, wie gesagt, dieser Familie zurechnet. Die höhere Entwicklung der Brustflossen und die dadurch hervorgerufene Verbreiterung ihrer Rumpfscheibe, ändert schon an sich die Körperform insofern, als der Schwanz*) dadurch der Rumpfscheibe gegenüber zurücktritt. Diese Rückbildung ist zunächst eine scheinbare, insofern sich nur die beiderseitigen Grössenverhältnisse ändern, wie solches z. B. bei *Platyrhina sinensis* und *bolcana* der Fall ist, wo der Schwanz immerhin noch dick fleischig und also wohl entwickelt ist. In weiterer Ausbildung der auf der Function der Brustflossen beruhenden Rochencharaktere, verkümmert aber der Schwanz auch absolut, indem er seiner Functionen mehr und mehr enthoben wird. Er wird dabei zunächst dünner und setzt sich also scharf von der Rumpfscheibe ab, wie dies bei *Platyrhina Schönleini* unter den lebenden und *Platyrhina Egertoni* unter den fossilen klar hervortritt. Er bewahrt aber dabei insofern noch seine Rhinobatidenform, als er seine Flossen in normaler Weise behält. Den Zustand, dass auch diese verkümmern, finden wir dann bei den Rajiden, bei denen dieselben ganz auf das Ende des Schwanzes gerückt sind, und wenigstens die Schwanzflosse, die auch bei jüngeren Platyrhiniden sich vereinfacht, stets rudimentär wird oder auch ganz verschwindet, während die beiden Dorsalflossen zwar noch vorhanden, aber doch so zart und verkümmert sind, dass sie nur noch als physiologisch werthlose Erbstücke erscheinen. Bei *Uraptera* ist dann die Endflosse ganz verschwunden. Erinnert sei hierbei an die analogen Vorgänge bei den Torpediniden (vergl. pag. 74).

*) Ich meine hiermit den ganzen postanalen Abschnitt des Körpers.

Die Ausdehnung der Brustflossen ändert die Organisation des Körpers aber auch hinsichtlich der Stellung und der Function der Bauchflossen. Dieselben werden von den Brustflossen überwachsen und rücken mit ihrem vorderen Theil häufig ganz unter dieselben herunter. Dieser Zustand ist bei den Platyrhiniden sowohl wie bei den Rajiden in verschiedener Weise durchgeführt.

Bei den Rajiden geht nun im Übrigen die Entfaltung der Brustflossen in der Weise vor sich, dass sich dieselben wesentlich nach der Seite ausdehnen, ihre Strahlen sehr vermehren und durch zahlreiche am Schultergürtel einspringende Gliederungslinien beweglicher machen. Die Ausdehnung der Brustflossen nach vorn bleibt hier im Allgemeinen hinter der der Platyrhiniden zurück und erhebt sich häufig nicht wesentlich über den diesbezüglichen Entwicklungszustand von *Rhinobatus* und *Trygonorhina*. Es bleibt hier bei *Raja* und *Sympterygia* immer zwischen den vordersten Flossenstrahlen und dem Rostrum ein Raum, der nur mit einer Membran überspannt ist.

Wenn man sich nun vorstellt, dass die bei den Platyrhiniden schon stark entwickelte Tendenz, die Brustflossen nach vorn auszudehnen, bis zum Endziele durchgeführt wird, so müssen Formen resultieren, bei denen die Brustflossen wie bei den Trygoniden ununterbrochen vor dem Kopf zusammenstossen. Bei der Organisation der Selachier ist nur dieser Entwicklungsgang möglich, und die Brustflossen müssen dabei infolge der Biegsamkeit ihres Knorpelskelets einen Anhalt am Kopfskelet suchen, um ihrer wellenartigen Schwimmfunction entsprechen zu können. Aus dieser theoretischen Erwägung heraus kann es uns also nicht befremden, auch bei Nachkommen der Rhinobatiden Formen anzutreffen, die eine Ausdehnung und Ausbildung der Brustflossen zeigen, wie wir sie als Ziel der gleichen Differenzierung bei den Trygoniden sehen. Derartige Formen existieren auch in der That, und zwar in der recenten Gattung *Psammobatis* und der seit Langem aus den Kreideschichten des Libanon bekannten Gattung *Cyclobatis*.

Auf die Gattung *Cyclobatis* muss ich wohl etwas näher eingehen, da dieselbe bisher und namentlich in letzter Zeit von Seiten A. Smith Woodward's eine abweichende Beurtheilung gefunden hat*). Der letztgenannte Autor hatte zunächst mit Recht darauf hingewiesen, dass die von Egerton herrührende Zutheilung von *Cyclobatis* zu den Torpediniden jeder Begründung

*) Ph. Egerton. Proceedings of the Geological Society of London. Vol. IV. 1844. pag. 442.

F. J. Pictet: Description de quelques poissons fossiles du Mont Liban. 1850. pag. 55.

J. W. Davis: The fossil fishes of the chalk of Mount Lebanon, Syria. 1887. Transactions of the Royal Dublin Society (2). Vol. III. pag. 491.

A. Smith Woodward: Geological Magazine. 1887. pag. 508. — Derselbe: Proceedings of the Zoological Society of London 1888. pag. 126. — Derselbe: Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. London 1889. Part I. pag. 155.

entbehre, hatte dann aber die Ansicht vertreten, dass *Cyclobatis* eine Trygonide sei. In erster Linie waren ihm hierfür maassgebend die vorn zusammenstossenden Brustflossen, die allerdings für die Trygoniden sehr charakteristisch sind. Er übersah aber dabei, dass die gleiche Entwicklung der Brustflossen sich auch bei Rajiden (*Psammobatis*) findet, und, wie wir sahen, wird dieses Verhältnis auch von anderen Rhinorajiden (*Platyrhina*, *Urroptera*) angebahnt. Zur weiteren Stütze seiner Ansicht führte Smith Woodward an:

dass das Becken verhältnismässig weit vorwärts liegt, und die Beckenflossen kaum bis zum Hinterrande der Brustflossen reichen,
dass keine Spur einer medianen Flosse sichtbar ist,
dass die Haut mit Stachelschuppen bewehrt war.

In einer zweiten Arbeit*) beschreibt derselbe Verfasser das Beckengerüst von *Cyclobatis* und hebt die in morphologischer Hinsicht sehr auffällige Gestalt desselben hervor, ohne seine früher geäusserte Ansicht über die systematische Stellung der Gattung daraufhin zu modificieren.

Zu den letzten drei Gesichtspunkten sei zunächst Folgendes bemerkt. Dass die relative Lage der Flossen innerhalb der einzelnen Gruppen sehr variirt, ist bekannt; dieselbe könnte daher nur dann ein Merkmal von geringer systematischer Bedeutung werden, wenn eine sehr extreme Verschiebung nach vorn oder hinten vorläge; dies ist aber bei *Cyclobatis* nicht der Fall (vergl. übrigens das pag. 20 Gesagte).

Dass keine Spur einer medianen Flosse bisher beobachtet wurde, kann noch nicht beweisen, dass solche absolut fehlten. Bei vielen Rajiden sind dieselben am Ende des Schwanzes so schwach und zart entwickelt und legen sich oft so nahe an die Wirbelsäule an, dass sie sich bei der geringen Grösse der Skelete von *Cyclobatis* sehr leicht der Beobachtung entziehen, bezw. nach dem Tode zerstört werden konnten. Ein vollständiger bis zum Ende erhaltener Schwanz ist überdies bei *Cyclobatis* noch nicht beobachtet worden, und damit verliert auch dieses negative Merkmal jede Beweiskraft.

Dass die Haut von *Cyclobatis* mit Stachelschuppen bewehrt war, spricht zunächst für keine nähere Beziehung zu den Trygoniden, da wir solche in den verschiedensten Familien der Rochen finden. Die besondere Form und der histologische Charakter dieser Stachelschuppen von *Cyclobatis* beweist aber umgekehrt, dass dieselbe keine Trygonide sein kann. Was zunächst ihren histologischen Bau anbetrifft, so zeigte ein Längsschliff durch einige Schwanzschuppen, dass dieselben aus unverkennbarem Pulpodentin bestehen, wie es für die entsprechenden Gebilde der Rajiden, nicht aber für die der Trygoniden charakte-

*) On the pelvic cartilage of Cyclobatis. Proceedings of the Zoological Society of London 1888 pag. 127.

ristisch ist. Man erkennt eine geräumige Pulpa, die bis in die dünne Spitze ausgezogen ist. Auch die Form und Anordnung dieser Schuppen stimmt nur mit solchen der Rajiden überein. Sie haben eine sehr schlanke, rückwärts gebogene Spitze, sind einander fast ganz gleich und verschmelzen nicht zu grösseren Schuppen. Den längsten Schwanz beobachtete ich an einem Exemplar des Museums in Lyon: derselbe trug auf der Rückenfirste 12 Schuppen, die nach hinten nur sehr wenig an Grösse abnahmen. Diese Verhältnisse sprechen nur für Rajiden, aber nicht für Trygoniden, bei denen die Anordnung und Gestalt der Schuppen eine durchaus abweichende ist, und bei denen der charakteristische Schwanzstachel die dorsale Schuppenreihe unterbricht. Da an dem genannten Exemplar der Schwanz plötzlich endet, so ist nur anzunehmen, dass sein Ende nicht erhalten blieb, weil es sich mit seinen zarten Flossen entweder bei der Verwesung schlechter erhielt, oder aus der Gesteinsplatte schwerer loslöste.

Die bisher bei *Cyclobatis* unbekannten Zähne konnte ich an einem Exemplar der geologisch-paläontologischen Sammlung des kgl. Museum für Naturkunde zu Berlin bei etwa 40 facher Vergrösserung deutlich erkennen. Dieselben zeigen an der am günstigsten erhaltenen Stelle das nebenstehend gezeichnete Bild. Die einzelnen Zähne besitzen eine gerundete Krone mit rhombischem Umriss. Ihre Oberfläche ist gleichmässig gewölbt, infolge von Abnützung etwas rauh, zeigt aber keine Oberflächen-Skulpturen ausser einer Kante, welche in der Richtung der Kiefer halbkreisförmig von einem spitzen Winkel des Rhombus zum anderen läuft. Diese Kante liegt, wie sich aus der Betrachtung des Gebisses ergiebt, auf der Innenseite des Kiefers. Die Dentinsubstanz der Zähne ist, wie alle Skelettheile, intensiv braunroth gefärbt und so vollkommen durchsichtig, dass man an verschiedenen Zähnen die Pulpa deutlich durchscheinen sieht. Ich mache hierauf besonders aufmerksam, dass die dunklen Stellen in der Mitte der Zähne nicht etwa für Gruben in der Oberfläche der Zahnkrone gehalten werden, wie solche bei Trygoniden vorkommen. Die Oberfläche ist, wie gesagt, abgesehen von einer geringen, wahrscheinlich durch

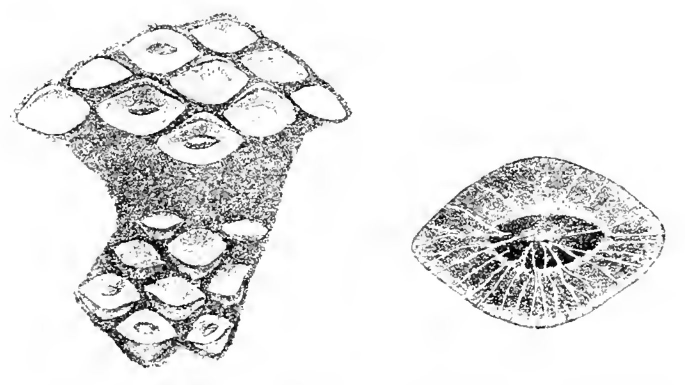


Fig. 10. Der mittlere Theil des Gebisses von *Cyclobatis oligodactylus* EGERTON aus der oberen Kreide von Hakel im Libanon in auffallendem Licht bei ca. 40 facher Vergrösserung; rechts ein einzelner Zahn stärker vergrössert.

Abkauung bedingten Rauhigkeit, ganz gleichmässig gewölbt. Die Zähne sind in diagonalen Reihen angeordnet.

Hinsichtlich der Form des Gebisses giebt das Exemplar der Berliner Sammlung ebenfalls genügenden Aufschluss. Auf den Kiefern sind die Zahnbinden zwar nicht vollständig erhalten bezw. sichtbar, aber es ist doch jederseits neben dem Schädel ein Theil derselben deutlich zu sehen. Die äusseren Enden der Zahnbinden nach den Mundwinkeln zu sind bei der Verwesung fortgespült, oder bei dem Spalten der Gesteinsplatte abgesprengt. Der mittlere Theil ist von der Schädelkapsel bedeckt. Wie sich hieraus, sowie aus der Lage der Beckenknorpel unterhalb der Wirbelsäule und der Brustflossenstrahlen ergiebt, liegt das Exemplar in der Gesteinsplatte auf der Bauchseite, so dass es dem Beschauer die Rückenseite zuwendet. Bei dem Fig. 10 wiedergegebenen Theil des Gebisses sieht man folglich auf die Innenseite der Kiefer, das oben gelegene Stück gehört dem Oberkiefer an, das untere dem Unterkiefer. Der dazwischen liegende Raum, in welchen jederseits noch einige weitere, in ihrer Form aber nicht sicher erkennbare Zähne an dem Original vorhanden sind, stellt einen Theil der Mundspalte dar. Die Zähne des Oberkiefers sind, wie sich aus der Figur ergiebt, an der abgebildeten Stelle etwas grösser, namentlich länger als die des Unterkiefers. Eine zweitheilige Wurzel war an einem isolierten Zähnchen sichtbar, wenn auch in ihren Umrissen bei der ausserordentlichen Kleinheit der Objecte nicht mehr scharf zu erkennen.

Die Übereinstimmung dieser Zähne in Structur, Form und Anordnung mit denen von Rajiden ist so vollkommen, dass es keiner weiteren Belege bedarf, dass *Cyclobatis* auch seinem Gebiss nach eine echte Rajide ist.

Die übrigen Eigenthümlichkeiten von *Cyclobatis* kann ich im Zusammenhang mit denen der Rajiden besprechen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu den Brustflossen zurück, so fanden wir also, dass dieselben sich bei den Platyrhiniden nach vorn ausdehnen und bei *Psammobatis* und *Cyclobatis* denselben Zusammenschluss vor dem Kopfe erreichen, wie er bei den Trygoniden bekannt ist.

Wenn nun aber auch durch Convergenz in verschiedenen Familien die gleiche äussere Form der Brustflossen sich ausbilden kann, so hat sich doch sonderbarer Weise ein auffälliger Unterschied in ihrem Skeletbau erhalten. Wie bei Besprechung der Trygoniden hervorgehoben werden soll, erfahren die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen bei diesen am Schultergürtel keine Einbiegung, sondern verlaufen ungefähr dem convexen Aussenrand der Brustflossen parallel. Bei den Rajiden ist dies nicht der Fall, hier sind sie am Schultergürtel winklig eingebogen, und diese Eigenthümlichkeit erhält

sich also auch bei denjenigen Formen (*Cyclobatis*), bei denen die äussere Gestalt der Flosse durchaus den Trygonidencharakter angenommen hat*).

Ein weiteres Merkmal wird ferner für die echten Rajiden ausserordentlich charakteristisch, hat aber sonderbarer Weise bisher gar keine oder sehr absonderliche Deutungen erfahren, trotzdem es in der Systematik eine nicht unwichtige Rolle spielt: die Ausbildung der Beckenflossen und des Beckens selbst.

Im Gegensatz zu allen übrigen Selachiern besitzen die Rajiden an dem Vorderrand der Beckenflossen einen gegliederten Knorpelstab, der sich durch seine kräftige Form von dem normalen Flossenskelet scharf abhebt und mit seinen äusseren Gliedern über den Umkreis der hinteren Flosse beträchtlich vorsteht. Da derselbe natürlich von der Flossenhaut umschlossen wird, (vergl. die nebenstehende Skizze Fig. 11**), so bildet der Aussenrand der Flosse zwischen jenen vordersten Knorpelstäben und der eigentlichen Flosse leicht einen einspringenden Winkel, welcher mit Ausnahme der einen Form, *Sympterygia Bonapartii* M. & H., die echten Rajiden schon äusserlich leicht kenntlich macht. A. Günther hat daher auch mit Recht dieses leicht in die Augen fallende Merkmal mit den Worten „each ventral deeply notched“ zur Definition der Gattungen *Raja* und *Psammobatis* verwerthet***).

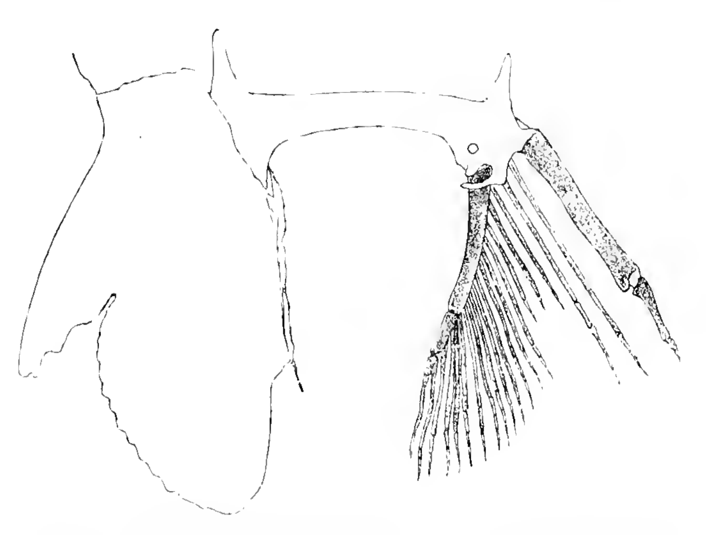


Fig. 11. Bauchflossen von *Raja clavata* L., die rechts gelegene Flosse skeletiert. Nach einem Präparat des British Museum of Natural History.

Diese Eigenthümlichkeit beruht, wie gesagt, auf der Entwicklung eines kräftigen, gegliederten Knorpelstabes — auch *Sympterygia* besitzt denselben — welcher selbstständig am Becken articuliert. Derselbe kann natürlich keine zufällige Bildung sein. Über seine höchst bemerkenswerthe physiologische Bedeutung klärte mich ein Besuch des Aquariums in Brighton auf, wo zahlreiche Exemplare einer *Raja* in einem grossen Be-

*) Wie sich *Psammobatis* in dieser Hinsicht verhält, ist mir nicht bekannt.

**) Die Stützfortsätze des Beckens sind bei *Raja* gewöhnlich erheblich länger als bei diesem Exemplar.

***) Catalogue of the fishes in the British Museum. London 1870. Vol. VIII. pag. 435.

hälter sehr vortheilhaft zu beobachten waren. Es war mir schon wiederholt aufgefallen, dass Rajiden sich auf dem Boden vorwärts bewegen, ohne dass man irgend eine Schwimmbewegung wahrnimmt. Indem ich nun hier bisweilen unter die Rumpfscheibe der sich so bewegenden Thiere sehen konnte, bemerkte ich, dass sie jene vordersten, fingerartigen Theile der Bauchflossen vor- und rückwärts, etwa um 90°, bewegten und durch Aufstützen auf deren Enden den Körper vorwärts schoben.

Die Flosse bezw. die Flossenhaut zwischen dem „Lauffinger", wie ich jene Stäbe nun nennen möchte, und der hinteren Flosse wurde dabei straff ausgespannt und danach zusammengefaltet, wenn die Lauffinger rückwärts gerichtet waren. Diese Bewegung erfolgte ziemlich rasch und regelmässig, sodass sich die Thiere ruhig und gleichmässig auf dem sandigen Boden vorschoben. Besonders benutzten sie jene Lauffinger, wenn sie sich zum eigentlichen Schwimmen erhoben, indem sie sich damit und durch den Schwanz vom Boden abstiessen. In diesem letzteren Vorgange mag auch die Erklärung für die phylogenetische Entwicklung jener Lauffinger gegeben sein. Denn indem sich die älteren Rhinorajiden so auf den Vorderrand der Beckenflossen aufstützten, verstärkten sie allmählich den ersten Knorpelstab theils durch Verdickung desselben (Rhinobatiden), theils durch Verschmelzung des zweiten Strahles mit dem ersten (Torpediniden). Die Vorbedingung für diesen Gebrauch der Beckenflossen mag bei den Rhinorajiden im Gegensatz zu den Centrobatiden darin gegeben sein, dass der Beckenknorpel der ersteren kräftig, quer gestreckt und an den Seiten durch einen kräftigen, nach vorn gerichteten Fortsatz verstärkt ist. Bei den Centrobatiden ist das Becken schwächer und in der Mittellinie vorwärts gekrümmt, sodass es nicht in dem Maasse wie das der Rhinorajiden befähigt ist, den ansitzenden Flossen einen kräftigen Stützpunkt zu bieten.

Bei den Rajiden nun, bei denen sich jene Lauffinger kräftig entwickelt haben, erfahren auch jene seitlichen Fortsätze des Beckenknorpels eine bedeutende Entwicklung. Diese Fortsätze, welche übrigens auch bei *Narcine* recht kräftig sind, erlangen nun ihre höchste Ausbildung unter den Rajiden bei der Gattung *Cyclobatis*, bei welcher sie fast bis zum Schultergürtel reichen (vergl. die nebenstehende Textfigur 12).

Es ist sehr charakteristisch und instructiv, dass innerhalb der Centrobatiden eine analoge Bildung vorkommt, nämlich bei *Potamotrygon* Steindachner (= *Taeniura* aut. z. Th.) Hier aber (vergl. die Textfigur 13) stellen sich als Stützelemente am Becken nicht zwei seitliche Fortsätze ein, sondern ein medianer, da ja, wie gesagt, bei den Centrobatiden im Gegensatz zu den Rhinorajiden das Becken in der Mitte und nicht an den Seiten vorgezogen ist. Im Hinblick auf die oben besprochene Funktion dieser Differenzirungen

möchte ich glauben, dass die Anlage von Lauffingern nur bei solchen Formen erfolgt ist, welche auf sandigem Boden leben, wie es die Rajiden thun, während in einem weichen, schlammigen Boden eine Bewegung der Körperscheibe nur durch Wellenbewegungen von Flossenflächen erfolgen kann. Letzteres würde für die Torpediniden gelten und vielleicht er-

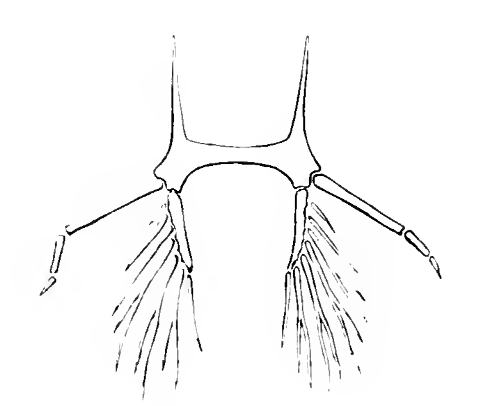


Fig. 12. Bauchflossenskelet von *Cyclobatis oligodactylus* Egerton.

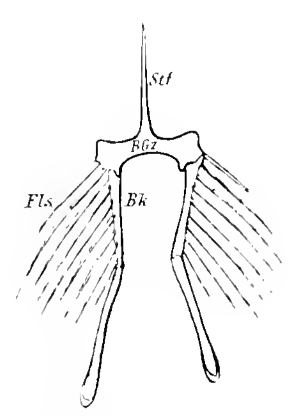


Fig. 13. Bauchflossenskelet von *Potamotrygon* nach einem Exemplar des k. k. Hofmuseums in Wien.

klären, dass bei diesen Lauffinger fehlen. Hierüber würden wohl Beobachtungen der Lebensweise dieser Thiere leicht interessante Aufschlüsse verschaffen.

Somit ist die Deutung jener auffallenden Skelettheile von *Cyclobatis* gegeben. A. Smith Woodward hatte das Beckenskelet dieser Form insofern nicht richtig dargestellt, als er die Gelenkung der Lauffinger und des rückwärts gerichteten Basalknorpels der Flosse am Beckenknorpel übersah und also alle diese Stücke als einen ungetheilten Knorpel darstellte; G. Howes hatte dabei l. c. die Ansicht geäussert, dass die Lauffinger zur Stütze der Metapterygien der Brustflosse gedient haben könnten, während J. W. Davis*) sie als basale Stücke des Begattungsorganes deutete. Da uns, wie gesagt, die lebenden Rajiden über diese Verhältnisse vollkommen aufklären, so brauche ich auf die genannten Erklärungsversuche nicht weiter einzugehen.

Bei der von mir vertretenen**) phylogenetischen Auffassung der Selachier gegenüber den höheren, knochentragenden Wirbelthieren brauche ich auch kaum zu bemerken, dass ich es nicht für gerechtfertigt halte, die Stützfortsätze des Beckens der Rajiden als „Praepubicalfortsätze" und die Lauffinger als „Iliacalfortsätze" anzusprechen, da, wie ich glaube, keinerlei Homologieen

*) l. c. pag. 492.

**) Über *Menaspis armata* und die systematische Stellung der Elasmobranchier. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1890.

zwischen jenen Neubildungen so junger Selachier wie der Rajiden und dem Ilium und Os pubis der höchsten Wirbelthiere denkbar sind.

Das sehr Bedenkliche derartiger Homologisierungen wird uns gerade hier sehr drastisch vor Augen geführt durch eine Publication P. ALBRECHT's, welche auf dem hier besprochenen Beckenflossenskelet der Rajiden fusst.*) Genannter Autor glaubt für die Spaltung des menschlichen Penis die Erklärung in dem Flossenbau der Selachier und zwar der *Raja clavata* zu finden und will beweisen, dass der Penis bezw. die Clitoris der höheren Wirbelthiere aus einer Verschmelzung der Laufspangen von *Raja* hervorgegangen sei. Um seiner eigenartigen Beweisführung jeden Boden zu entziehen, genügt es, darauf hinzuweisen, dass jene Laufspangen, die bei ALBRECHT ihrer zukünftigen Bedeutung wegen den vielversprechenden Namen „Hemipenifemoralia" erhalten, eben nur bei Rajiden, also erst bei einer der jüngsten und differenzirtesten Gruppe der Selachier auftreten. Wenn man sich aber vorstellen soll, dass eine *Raja clavata* ihre eben erworbenen Laufspangen mit einer auf alle Vorfahren rückwirkenden Kraft nach vorn zusammenschlägt, um den Penis der höheren Vertebraten zu bilden, so möchte man doch wirklich glauben, dass der Schöpfer dieser Theorie nur in humorvoller Weise zeigen wollte, welche Früchte unter Umständen das Bestreben zeitigen kann, sämmtliche Organisationsverhältnisse der höchsten Wirbelthiere unmittelbar von denen irgend eines Selachiers abzuleiten.

Kehren wir zu den Rhinorajiden zurück, so finden wir schliesslich bei ihnen auch eine selbstständige Differenzirung in histologischer Hinsicht, indem die Hartgebilde der Haut sich mehr und mehr und schliesslich vollständig (*Cyclobatis*, *Raja*) aus Pulpodentin aufbauen, während sich bei den Rhinobatiden und Pristiden wenigstens in grösseren Verkalkungen der Haut, wie grösseren Schuppen und Stacheln, noch Vasodentin an dem Aufbau betheiligt. Es vollzieht sich in dieser Hinsicht derselbe Uebergang, wie z. B. innerhalb der Spinaciden oder von den Scylliden zu Carchariden, während, wie mehrfach hervorgehoben wurde, die Hartgebilde der Centrobatiden ausnahmslos aus typischem Vasodentin bestehen. Hiervon hängt auch die äussere Form der Hautschuppen ab, die namentlich bei *Raja* und *Cyclobatis* immer in eine feine, meist stark rückwärts gekrümmte Spitze ausgezogen sind, während sie bei den älteren Rhinobatiden mehr kegel- und höckerförmig sind.

Nebenstehend habe ich Zähne einer männlichen *Raja oxyrhynchus* (Fig. 14 oben) und einer weiblichen *Raja clavata* (Fig. 14 unten) abgebildet. Man sieht an den Seitenansichten, dass die Krone (Kr) am Aussenrand stark überspringt und eine scharf vortretende Aussenkante (a K) bildet, während die Wurzel (w)

*) P. ALBRECHT: Über die morphologische Bedeutung der Penischisis, Epi- und Hypospadie des Menschen. Biologisches Centralblatt. Band VI, No. 7. 1886. pag. 204.

auf der Innenseite noch über die Innenkante der Krone (ik) vorspringt. Die Längskante (irrthümlich mit ok bezeichnet) zeigt bei den unteren Zähnen etwa denselben Verlauf wie die entsprechende Kante der Rhinobatidenzähne, während sie sich bei den Zähnen der oberen Männchen in eine scharfe Spitze erhebt. Während bei diesen sozusagen typischen *Raja*-Zähnen die Beziehung zu den Rhinobatidenzähnen sehr zurücktritt, ist dieselbe bei den Zähnen anderer Rajidenarten noch unverkennbar. So ist z. B. bei Zähnen weiblicher Individuen von *Raja oxyrhynchus* der für die Rhinobatiden charakteristische Innenzapfen als solcher erkennbar, und auch die allgemeine Form der Krone erinnert hier und namentlich auch z. B. bei *Sympterygia Bonapartii* noch an die der Rhinobatidenzähne. Die Wurzelzapfen der Rajidenzähne bleiben stets niedrig, sockelartig und seitlich comprimirt, wenn sie auch die Theilung an den Seitenflächen nur selten deutlich erkennen lassen. An dem rechts oben gezeichneten Zahn sind dieselben immerhin am Aussenrande noch eingebogen, und bei Zähnen von *Raja oxyrhynchus* ist der Nerveneintritt und die seitliche Einkerbung der Wurzelflügel kaum weniger deutlich als bei Rhinobatiden.

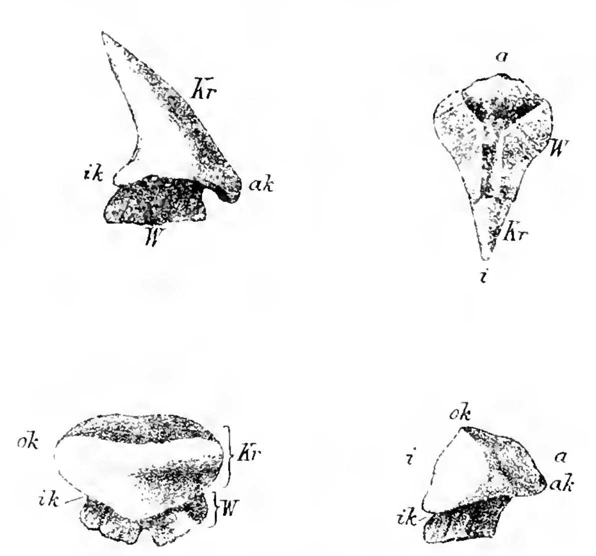


Fig. 14. Oben Zahn eines männlichen *Raja oxyrhynchus* L., links von der Seite, rechts von unten.
Unten Zahn eines weiblichen *Raja clavata* L., links von innen, rechts von der Seite.

Die Zähne der Trygoniden sind, wie wir sehen werden, wesentlich anders gebaut.

Das was man bisher von isolierten Hartgebilden zu *Raja* gestellt hat, gehört grösstentheils nicht hierher, und die Geschichte dieser Beschreibungen bildet gerade kein rühmliches Blatt in der Palaeontologie. Die angebliche Schuppe, welche Graf zu Münster als *Raja spiralis* beschrieb, stellte sich bei genauerer Betrachtung als ein harmloser Glasknopf heraus, *Raja Philippii* desselben Autors gehört zwar wenigstens in das Gebiet der Palaeontologie, dürfte aber eine abgeriebene Hälfte des Doppelkegels eines Selachierwirbels sein, und schliesslich begegnete einem unserer ersten Ichthyologen noch kürzlich das Missgeschick, einen Otolithen von *Arius* mit einer *Raja*-Schuppe zu verwechseln.

Von sonstigen isolierten Rochenresten möchte ich nur folgende den Ra-

jiden zurechnen. Aus dem Miocän des Wiener Beckens besitze ich ein isoliertes Zähnchen, welches in der Form dem einer männlichen *Raja batis* nahe steht. Aus dem Pliocän von Orciano, Toscana, beschrieb R. Lawley*) ein Zähnchen als *Raja suboxyrhynchus*. Von grösseren Hautschuppen beschrieb A. Smith Woodwrd**) solche aus dem Pliocän von Norfolk, Suffolk und Toscana, welche der lebenden *Raja clavata* angehören dürften. Isolierte Wirbel wurden von Hasse***) aus dem Senon von Antwerpen, aus dem Miocän von Baltringen und dem Pliocän von Antwerpen†), von Noetling††) aus dem Eocän des Samlandes beschrieben. Ich möchte Wirbel in meiner Sammlung aus dem Turon von Saratow und dem Senon von Ciply der Gattung *Raja* zurechnen.

Durch eine Anzahl vollständiger fossiler Skelete sind wir übrigens über die stammesgeschichtliche Entwicklung der Rajiden einigermassen unterrichtet. Eine Form aus den oberen Kreideschichten von Hakel im Libanon, welche von J. W. Davis†††) unter dem Namen *Rhinobatus expansus* oberflächlich beschrieben wurde, verdient besonderes Interesse. Dieselbe zeigt im Bau ihrer Brustflossen schon alle Charaktere von *Raja* klar ausgeprägt. Die Flossen sind sehr ausgebreitet, seitlich zugespitzt, mit sehr zahlreichen dünnen Flossenstrahlen versehen, welche durch eine Anzahl wenigstens etwas einspringender Gliederungslinien gleichmässig gegliedert sind.

Auch der Bau des Schultergürtels ist durchaus *Raja*-artig, er ist sehr wenig in die Breite gezogen, und der hintere, zum Ansatz des Metapterygiums dienende Seitenflügel ist stark nach hinten verlängert und bildet mit dem stärker auswärts gekrümmten Metapterygium an dessen Gelenkung einen einspringenden Winkel.

In diesen Verhältnissen schliesst sich diese Form entschieden den Rajiden an. Von den typischen Vertretern dieser Familie unterscheidet sie sich aber in mehreren Organisationsverhältnissen, welche für ihre nahe Beziehung zu den Rhinobatiden sprechen. Zunächst fällt in dieser Hinsicht die starke Entwicklung der Rippen auf, welche bei den jüngeren Arten von *Raja* sehr verkümmert sind. Was als Unterscheidungsmerkmal von diesen systematisch besonders ins Gewicht fallen würde, ist die Ausbildung der Beckenflossen, welche nach der Darstellung von J. W. Davis keine, an sich doch leicht erhaltungs-

*) Nuovi studi sopra ai pesci ed oltri vertebrati fossile delle colline toscane 1876. pag. 43. Taf. II Fig. 2. 5.

**) Catalogue of the fossil fishes in the British Museum. Part I. London 1889. pag. 87.

***) l. c. Besonderer Theil (V). pag. 167.

†) l. c. pag. 170.

††) Die Fauna des samländischen Tertiärs. Abhandlungen zur geologischen Specialkarte von Preussen aus den Thüringischen Staaten. 1885. Bd. VI. pag. 3.

†††) The fossil fishes of the Chalk of Mount Lebanon in Syria. Scientific Transactions of the Royal Dublin Society Vol. III. Ser. 2. Dublin 1887. pag. 487. Taf. XVIII.

fähigen Lauffinger besitzen, sondern den allgemeinen Habitus der Rhinobatiden aufweisen. Auch der Schwanz ist etwas dicker, als dies gewöhnlich bei *Raja* der Fall ist, dagegen können die Rückenflossen — das Ende des Schwanzes ist leider nicht erhalten — nicht die Stellung wie bei Rhinobatiden gehabt haben, sondern müssten bereits wie bei *Raja* auf das Ende des Schwanzes gerückt sein. Unter diesen Umständen stimme ich A. Smith Woodward*) der die Form mit Vorbehalt zu *Raja* stellte, insofern bei, als ich dieselbe jedenfalls den Rajiden zuzählen muss. Wenn man aber unter diesen *Sympterygia Bonapartii* lediglich deshalb zum Typus einer besonderen Gattung macht, weil die Haut an ihren Beckenflossen äusserlich keinen einspringenden Winkel bildet, obwohl sich ihr Flossenskelet nicht von dem von *Raja* unterscheidet, dann muss man, die Richtigkeit der Davis'schen Darstellung vorausgesetzt, seine Art entschieden zum Typus einer neuen Gattung machen, für welche ich den Namen *Rajorhina* vorschlage. Höchst wahrscheinlich muss man der gleichen Art *Rajorhina expansa* Davis sp. auch das Exemplar zurechnen, welches A. Smith Woodward unter dem Namen *Raja primarmata* l. c. Taf. IV Fig. 2 (non Fig. 1) von Sahel Alma im Libanon abgebildet hat. Dasjenige Fossil aber, welches dieser Autor zum Typus jener Art gemacht und l. c. Taf. IV Fig. 1 abgebildet hat, unterscheidet sich so auffällig von dem genannten, dass es mir schwer verständlich ist, wie ein Ichthyologe diese beiden Formen in einer Art vereinigen konnte. Der l. c. Fig. 1 abgebildete Roche ist ein echter Rhinobatide, wie der Bau der schmalen Brustflossen und ihrer Gliederungslinien, sowie die Dicke des Schwanzes auf den ersten Blick erkennen lassen.

Ein sehr kleiner Roche ist ferner von J. W. Davis, ebenfalls aus der oberen Kreide von Sahel Alma, als *Raja minor* beschrieben worden. Leider lässt die Abbildung und Beschreibung über die entscheidenden Organisationsverhältnisse im Unklaren, sodass ich mir ein abschliessendes Urtheil über diese Form nicht gestatten möchte. Auch über *Asterodermus platypterus* Ag. aus dem oberen Jura von Kehlheim in Bayern, der der genannten Form vielleicht am nächsten steht, scheinen mir die Akten noch nicht geschlossen; jedenfalls möchte ich, ohne erneute eigene Untersuchung dieser Form, auf dieselbe keine phylogenetischen Schlüsse basieren.

Wenn wir nach den zuverlässigen und nicht misszudeutenden Daten noch einen kurzen Blick auf die phyletische Entwicklung der Rhinorajiden werfen, so würden wir also als Ausgangspunkt die Rhinobatiden-Gattungen

*) l. c. pag. 85.

Rhinobatus und *Belemnobatis* auffassen. Noch innerhalb dieses Familienkreises würde man die Gattungen *Trygonorhina*, *Platyrhina* und *Rhynchobatus* stellen dürfen, allerdings mit dem Hinzufügen, dass jeder dieser drei Typen eine eigene Differenzirungsrichtung eingeschlagen hat, welche ihre Vertreter z. Th. nicht unerheblich von den typischen Rhinobatiden entfernt.

Wesentlich selbstständiger, und deshalb im höheren Range, erscheinen die Pristiden und Torpediniden, deren Absonderung von den typischen Rhinobatiden aber nicht vor der oberen Kreidezeit erfolgt zu sein scheint. Am Schnellsten und wahrscheinlich auch Frühesten isolieren sich die Rajiden, deren Eigenthümlichkeiten gegenüber den Rhinobatiden auch in *Platyrhina* angebahnt erscheinen. Innerhalb der Rajiden machen sich dann wieder zwei Differenzirungsrichtungen geltend, deren eine in der Organisation der typischen Rajiden — *Raja*, *Sympterygia* und *Uraptera* — zum Ausdruck kommt, während die andere durch den Typus von *Cyclobatis* und *Psammobatis* repräsentiert wird.

Wenn wir die ursprünglichen Stammescharaktere dieser ganzen Formenkreise ermitteln wollen, so werden wir dieselben einerseits aus den typischen Eigenschaften des ganzen Kreises herauslesen und andererseits in den Eigenthümlichkeiten der ältesten Stammesvertreter zu suchen haben. Unter den gemeinsamen typischen Eigenschaften des ganzen Kreises besitzen besonders einige, scheinbar sehr nebensächliche, eine erhöhte Bedeutung, weil sie den Lebensbedingungen und ihrem Wechsel augenscheinlich sehr fern stehen und sich deshalb als alte Erbstücke lange erhalten konnten. In erster Linie spielen hier die histologischen Structurverhältnisse eine Rolle, aber auch in der Morphologie treten eine Anzahl auffälliger Uebereinstimmungen hervor. Eine solche Eigenthümlichkeit, die physiologisch so unwichtig ist, dass sie sogar von dem Reductionsprocess des Schwanzes kaum beeinflusst wird, sind die seitlichen Längskiele an demselben, welche mit geringen Modificationen allen Formenkreisen erhalten bleiben. Die Centrobatiden weisen nichts derart auf, wir finden aber entsprechende Längskiele bei verschiedenen Familien der Haie, sodass die Rhinorajiden sich auch in diesem Punkte direct den Haien nähern.

Die Form der Schwanzflosse bleibt überall da sehr charakteristisch, wo sie nicht überhaupt verschwindet, wie bei den Rajiden. Es findet sich sonst immer über der kurz abgestutzten und am Ende wenig oder gar nicht aufgebogenen Wirbelsäule ein oberes grösseres und ein unteres kleineres Flossensegel.

Dieser charakteristische Bau des Schwanzes ist deshalb besonders bemerkenswerth, weil er nicht primitiv ist und dadurch diesen ganzen Formenkreis an bestimmte, in dieser Hinsicht gleichartig organisierte Haie an-

schliesst, nämlich die Spinaciden. Primitiver ist jedenfalls am Schwanzende ein langer dorsoventraler Flossensaum, wie ihn die Notidaniden, Scylliden, primitive Lamniden und die älteren Centrobatiden wie *Scapanorhynchus* besitzen. Bei den höher entwickelten Haien leitet sich dann hiervon der Zustand ab, dass sich ein unteres Schwanzsegel ausbildet, und die Wirbelsäule in die Spitze des oberen Segels ausläuft.

Das Vorhandensein von zwei Dorsalflossen ist zwar auch für die Haie durchaus normal, unterscheidet aber die Rhinorajiden in sehr bemerkenswerther Weise von den Centrobatiden, bei denen wie bei den Notidaniden nur eine Rückenflosse auftritt. Sehr wichtig ist ferner eine Eigenthümlichkeit der älteren Rhinobatiden, der Besitz typischer Flossenstacheln vor den beiden Dorsalen, deren Bau durchaus dem der typischen Spinaciden entspricht. Wenn auch bei allen bisher bekannten Formen schon in Rückbildung begriffen, sind diese Stacheln doch bei *Belemnobatis* noch sehr deutlich entwickelt, während ich sie bei *Rhinobatus bugesiacus* nur einmal noch mit leidlicher Deutlichkeit bei einem Exemplar des Lyoner Museums beobachtet habe. Aber auch das entsprechende Verhalten von *Asterodermus* ist hier in Betracht zu ziehen.

Auch im Bau des Rostrum sind alle Rhinorajiden einheitlich organisiert, wenn dasselbe auch bei den Torpediniden und bei denjenigen Formen, bei welchen sich die Brustflossen vor dem Kopf vereinigen, Rückbildungen erfährt. Aber das normale Vorhandensein eines Rostrums unterscheidet diesen Kreis nicht nur von den Centrobatiden, sondern schliesst durch dessen besondere Eigenschaften die Rhinorajiden an einen bestimmten Kreis von Haien an, und zwar wieder an die Spinaciden. Mit diesen stimmen die Rhinorajiden hinsichtlich dieses Punktes in sehr auffälliger Weise überein, und dies ist um so wichtiger, weil wir sonst entweder gar keine Rostralbildung finden, wie bei den Cestracioniden, *Squatina* und den Centrobatiden, oder aber dasselbe in der sehr charakteristischen Gestalt der dreistieligen Pyramide antreffen (*Lamnidae*, *Scylliolamnidae*, *Scyllidae*, *Carcharidae*)*). Diese genannten Beziehungen der Rhinorajiden zu den Spinaciden halte ich für äusserst wichtig für die Frage, von welchem Formenkreis von Haien sich die Rhinorajiden abgezweigt haben. Dem Umstande, den C. Hasse in gleichem Sinne anführt, dass den Spinaciden wie den Rochen eine Analflosse fehle, möchte ich deshalb geringere Bedeutung beilegen, weil ich glaube, dass bei Formen, welche auf dem Boden leben, eine Analflosse so überflüssig und unbequem ist, dass sie jedenfalls sehr bald verschwunden sein würde, wenn sie auch vorher vorhanden war.

---

*) Auch die Anwesenheit von Lippenknorpeln bei *Narcine* wird in dieser Hinsicht Beachtung verdienen.

Ich wollte die Gelegenheit nicht umgehen, hier auf diese Verhältnisse hinzuweisen, möchte mich aber für jetzt nicht weiter auf das Gebiet unsicherer Speculationen begeben, sondern derartige Schlüsse von weiteren Funden und Untersuchungen abhängig machen. Bei Besprechung der Centrobatiden müssen wir ohnehin noch auf einige dieser Verhältnisse zurückkommen.

Ich gehe nun zu einer Besprechung der in Bolca gefundenen Rhinorajiden über. Dieselben vertheilen sich nur auf die beiden Familien der Rhinobatiden und Torpediniden.

Rhinobatus Bloch et Schneider.

Rhinobatus de Zignii HECKEL sp.

Trygonorhina de Zignii Jac. Heckel: Bericht über die vom Herrn Cavaliere Achille de Zigno hier angelangte Sammlung fossiler Fische. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1853. Bd. XI. pag. 124.

Trygonorhina de Zignii A. de Zigno: Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 177.

Die Geschichte der vorliegenden Art ist kurz und einfach. Sie ist auf Grund eines Exemplares des k. k. Hofmuseums in Wien von J. Heckel als *Trygonorhina* beschrieben worden. Da nur das eine Exemplar bekannt ist, und der Heckel'schen Beschreibung eine Abbildung fehlt, so ist diese Art weder mehrfach beschrieben noch bei systematischen Bestimmungen anderer Autoren in Rechnung gezogen worden. Auffällig ist nur, dass sie von Heckel der Gattung *Trygonorhina* zugerechnet wurde. Er begründet seine Bestimmung lediglich damit, dass er die für *Trygonorhina* charakteristische Form der Nasenklappe an dem Stück sicher beobachten zu können glaubte, giebt aber im übrigen zu, dass seine sonstige Gestalt mit *Rhinobatus* übereinstimme und namentlich dem lebenden *Rhinobatus Horkelii* ähnlich sähe.

Ganz abgesehen davon, dass es a priori unwahrscheinlich ist, dass ein so wenig festes und relativ dünn beschupptes Organ, wie die Nasenklappe, an einem fossilen Object, an welchem alle verkalkten Theile des Aussen- und Innenskelets auf und in einander gedrückt sind, noch sicher in seiner Gestalt erkennbar sein sollte, habe ich mich an dem Originalexemplar von der diesbezüglichen Angabe Heckel's nicht überzeugen können. Da das Fossil auf der Ventralseite liegt und also die Rückenseite dem Beschauer

zuwendet, halte ich überhaupt jede Beobachtung über die Form der Nasenklappe an diesem Stück für ausgeschlossen, ja es möchte mir scheinen, dass HECKEL die Lage der Nasenlöcher gar nicht erkannt hat. Seine Angabe, dass dieselben von der Nasenspitze, d. h. dem vorderen Ende des Rostrums 4 Zoll 9 Linien entfernt seien, passt wohl auf die beiden dunklen Ringe, welche sich auf Tafel I deutlich markieren, nicht aber auf die Nasenöffnungen, welche schräg und seitlich vor ihnen liegen. Dieselben sind zwar wenig deutlich, aber nach Umrandung und Stellung doch, wie ich glaube, sicher als Nasenöffnungen zu erkennen. Ausser ihrer sehr charakteristischen ovalen Gestalt und schiefen Stellung zur Längsachse des Thieres zeigen sie auch die bei Rhinobatiden stets scharf markierte Mittelkante angedeutet, welche die Nasenhöhlung in der Längsachse theilt. Die dunkel hervortretenden Ringe in der Kopfregion sind die Umgrenzungen der Augen, unter denen quer und senkrecht zur Längsachse des Thieres die Kieferknorpel liegen. Da sich diese vermöge ihrer kräftigen Verkalkungen und der Bezahnung leicht im Skelet kenntlich machen, so kann man die Innenränder der Kieferknorpel unter den Schädelpartien deutlich erkennen. Hierdurch wird nun allerdings ein Bild hervorgerufen, welches an die Umrandung der Nasenklappe von *Trygonorhina* erinnert, zumal die an einander gelegten Kieferränder seitlich in den Augenhöhlen eine Mittelleiste zu bilden scheinen, wie sie in den Nasenöffnungen der Rhinobatiden hervortritt. Hiernach dürfte die Zurechnung unserer Form zur Gattung *Rhinobatus* keine Bedenken mehr erregen. Ihre allgemeine Form stimmt, wie schon HECKEL hervorgehoben hatte, durchaus zu *Rhinobatus*. Namentlich in Betracht kommt hierbei die Entwicklung der Brustflossen. Dieselben sind schmal und nach vorn wenig ausgebreitet, so dass sie schon in der Höhe der Nasenöffnungen endigen. Ihre Gliederungslinien sind nicht eingebogen und im Gegensatz zu *Trygonorhina* wenig zahlreich.

Das Beckenflossenskelet ist unter den Resten des Aussenskelets im Detail kaum zu erkennen. Auch die dorsalen Flossen des Schwanzes sind ihrer Lage nach mehr zu vermuthen als klar zu beobachten, so dass ich mich hierüber keinen Combinationen hingeben möchte. Das Gleiche gilt von der Schwanzflosse.

Die Wirbelsäule liess keine besonderen Eigenthümlichkeiten erkennen. Die Wirbel sind übrigens gut erhalten, so dass vielleicht ihre mikroscopische Untersuchung noch phylogenetisch interessante Einzelheiten an's Licht bringen könnte.

Die Rippen sind sehr deutlich zu erkennen und namentlich in der Beckengegend von beträchtlicher Länge.

Das Kiemengerüst ist wenigstens in soweit gut erhalten, als man jeder-

seits die 5 Bögen deutlich erkennt und sieht, dass dieselben ziemlich rechtwinkelig gegen die Wirbelsäule gestellt sind.

Dass der vorderste Abschnitt des Thieres nicht frei von nachträglichen Verbesserungen geblieben ist, geht schon aus der eigenthümlich dunkelen Färbung hervor, welche auf der Photographie viel schärfer hervortritt als bei einfacher Betrachtung des Objectes. Dass hier Leim und andere Substanzen in überreichem Maasse vorhanden waren, davon hatte ich mich allerdings schon selbst in Wien überzeugt, in wie weit aber in der gegenwärtigen Umrandung die ursprünglichen Formverhältnisse gewahrt sind, darüber wage ich nichts Bestimmtes zu äussern.

Da es mir in dankenswerther Weise gestattet war, den Objecten ein kleines Fragment des Hautskelets zu entnehmen, so kann ich über das letztere genauere Angaben machen. Wie bei lebenden Rhinobatiden, so ist auch die Unterseite nur mit kleinen Schüppchen gleichmässig überzogen, während die Oberseite grösserentheils mit kräftigeren Schuppen gepanzert ist. Letztere sind namentlich auf dem Rückenfirst und über dem Schultergürtel kräftiger entwickelt. Einige herausgesprengte Fragmente liessen sowohl die Panzerung der Oberseite wie der Unterseite mit dazwischen liegenden inkrustierten Knorpelresten erkennen. Ein Schliff, den ich davon anfertigte, gab über den histologischen Bau dieser Theile in ausgedehnter Weise Aufschluss.

Der mikroskopische Befund wird durch beistehende Textfigur veranschaulicht. Dieselbe zeigt oben 5 grosse Hautschuppen oder Tuberkeln, von denen die beiden äusseren und die mittlere ihre Schmelz- und Dentinschicht nach oben richten, während die zwei darunter liegenden Schuppen Schmelz und Dentin nach unten gerichtet zeigen. Die letzteren sind also unzweifelhaft neue Ersatzschuppen, welche unter und zwischen den älteren entstehen und beim Ersatz jener eine Drehung um 180° erfahren, so dass sie dann ebenfalls die schmelzbedeckte Krone nach oben wenden. Bei einigen dieser grossen Schuppen ist die Pulpa durch den Schnitt getroffen, so dass man deutlich von ihr die verästelten Dentinröhrchen ausgehen sieht, bei anderen lag die Pulpa ausserhalb der Schliffebene, so dass wir dann nur Dentinröhrchen nach der Mitte der Schuppe convergieren sehen. Die Leisten auf

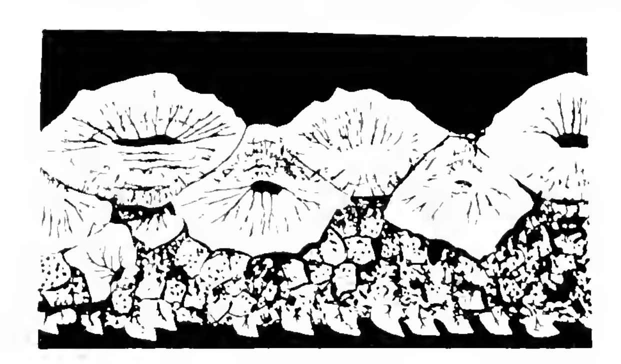


Fig. 15. Vertikalschliff durch das Hautskelet der Oberseite, das zusammengepresste Innenskelet und die Beschuppung der Unterseite von *Trygonorhina de Zignii* Heckel sp. in 50facher Vergrösserung.

der Krone geben der Oberfläche dieser Schuppen im Querschnitt ein zackiges Aussehen. Die Zone des Placoinschmelzes ist für Selachier relativ scharf abgegrenzt, indem sie selbst ganz ungefärbt blieb im Gegensatz zu dem hier dunkel-gelbbraunen Dentin, und indem die Dentinröhrchen nur den inneren Theil dieser Schicht durchdringen. Sehr deutlich markiert sich an diesen ganz wunderbar schön erhaltenen Hautschuppen die concentrische Schichtung im Dentin, auf welche ich an der Hand dieses Präparates an anderer Stelle näher eingehen werde.

Unter den besprochenen grösseren Schuppen liegen die Kalkkrümel des inkrustierten Innenskelets. Dieselben sind von zahlreichen Hohlräumen durchsetzt, welche hier auf den ersten Blick wie Knochenzellen aussehen, aber keineswegs als solche zu betrachten sind, wie pag. 102 auseinander gesetzt ist.

An der Unterseite des Präparates sieht man die kleinen Schüppchen, welche die Unterseite des Thieres gleichmässig überzogen. Dieselben sind rückwärts schuppenförmig übergebogen, zeigen aussen den farblosen Placoinschmelz, welcher nahezu frei von Dentinkanälchen erscheint, und innen einen baumartig verästelten Dentinstamm. Auch hier tritt die concentrische Schichtung im Dentin deutlich hervor.

Eine derartige Beschuppung, wie die hier geschilderte, findet sich nicht bei *Trygonorhina*, wohl aber bei *Rhinobatus* und unter den Arten dieser Gattung in ganz gleicher Entwicklung, z. B. bei *Rhinobatus obtusus*, sehr ähnlich auch bei *Rhinobatus Halavi*. Mit den letztgenannten stimmt auch die sonstige Gestalt unserer fossilen Form gut überein, so dass es an besonderen Berührungspunkten der fossilen Art mit den lebenden Vertretern der Gattung *Rhinobatus* nicht fehlt.

Das Original stammt vom Monte Postale bei Bolca und befindet sich, wie gesagt, in der palaeontologischen Sammlung des k. k. Hofmuseums in Wien.

Rhinobatus primaevus DE ZIGNO.

Rhinobatus primaevus A. DE ZIGNO: Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 176 und: Annotazioni paleontologiche. Aggiunte alla ittiologia dell' epoca eocena. Memorie dell R. Istituto veneto di science, lettere ed arti. Vol. XX. 1878. pag. 8. Taf. II.

Über dieses in der Collection DE ZIGNO in Padua befindliche Exemplar ist wenig zu sagen. Es ist zu ungünstig erhalten, um phylogenetisch wichtigere Einzelheiten erkennen zu lassen. Es scheint ein echter *Rhinobatus* von mässiger Grösse zu sein. Die Länge der Rumpfscheibe vom Rostrum bis

zum Becken beträgt 20 cm; dahinter ist noch die linksseitige Beckenflosse und die erste, rechts gedrehte Dorsalis zu erkennen.

Das Rostrum ist von mittlerer Länge, etwa 6 cm. Die etwas schräg gestellten Nasenlöcher sind deutlich zu sehen, auch die mittlere Querleiste in ihrer Längsachse markiert sich noch schwach. Die Umrandung des Schädels und der Kiefer ist schwer zu verfolgen, dagegen sind die 5 Kiemenbögen ziemlich sicher zu zählen. Die Wirbel sind kurz und also zahlreich; vom Schultergürtel an treten die oberen Dornfortsätze kräftig hervor und zwischen Schultergürtel und Beckenknorpel sind auch die langen, gekrümmten Rippen zum Theil erhalten. Die Brustflossen sind, falls sie vollständig erhalten sind, schmal, nach vorn etwa bis zur Nasenregion ausgedehnt und durch 12, also verhältnismässig zahlreiche Gliederungslinien ausgezeichnet. Die eine erhaltene Dorsalis ist hoch und an ihrem Vorderrand stark gebogen. Der Schwanz fehlt. Nach Alledem kann man nur sagen, dass die Form allem Anscheine nach mit Recht zu *Rhinobatus* gestellt ist; ein besonderes Interesse, namentlich in phylogenetischer Hinsicht, dürfte sie indess kaum beanspruchen. Im Hinblick auf die wesentlich älteren, seit lange bekannten Formen aus Jura und Kreideformation erscheint der Name *primaevus* recht unzweckmässig gewählt.

Platyrhina M. et H.

Platyrhina Egertoni DE ZIGNO sp.

Torpedo Egertoni, A. DE ZIGNO: Annotazione paleontologiche. Aggiunte alla ittiologia dell' epoca eocena. Memorie del R. Istituto veneto di science, lettere ed arti. Vol. XX. 1878. pag. 10. Taf. III.

Die vorliegende Art, von welcher sich das Original in der Sammlung ihres Autors, ein anderes von DE ZIGNO bestimmtes Exemplar in der Sammlung des Herrn Marchese DI CANOSSA in Verona befindet, wurde im Jahre 1878 von DE ZIGNO unter dem Namen *Torpedo Egertoni* beschrieben und abgebildet. Was DE ZIGNO veranlasste, die vorliegende Art zu *Torpedo* zu stellen, ist kaum ersichtlich; er begründet seine Gattungsbestimmung nur mit den Worten: „Però dalla forma generale del disco, e dalla mancanza d'aculeo nella coda, si può trarre argomento per ritenerlo appartenente al genere *Torpedo*." Es ist diese Bestimmung um so auffallender, als schon die allgemeine Form und die Beschuppung der Haut gar nicht zu *Torpedo* passen, und der Mangel eines Schwanzstachels doch in keiner Weise für die Zugehörigkeit der Form zu den Torpediniden beweisend ist.

Die Abbildung, Tafel II, stellt das de Zigno'sche Originalexemplar der Sammlung des Marchese di Canossa in Verona dar, auf das gleiche Stück stützt sich die nachstehende Beschreibung.

Die allgemeine Form des Fossils ist aus dieser Abbildung ersichtlich. Die Rumpfscheibe ist nahezu kreisförmig, der dünne Schwanz setzt sich scharf von der Rumpfscheibe ab und ist kürzer als der Durchmesser der letzteren. Zwei kräftige Dorsales und eine Caudalis sind an der linken Seite des Schwanzes mehr oder weniger deutlich zu erkennen.

Bevor ich auf die eingehende Besprechung der Einzelheiten eingehe, muss ich einige Worte über die Lage und Erhaltung des Fossils vorausschicken. Das Exemplar liegt mit dem Rücken der Steinplatte auf und wendet also seine Unterseite dem Beschauer zu. Wo nichts von dem Thier weggesprengt ist, erkennt man infolge dessen zu oberst die dichten, gleichmässig kleinen Schuppen, wie sie sich stets auf der Ventralseite der Rhinobatiden finden. Dieselben sind gerundet vierseitig und auf der Aussenseite flach und glatt. Da wo Theile des Haut- und Innenskelets weggesprengt sind, was grösstentheils der Fall ist, sieht man von innen auf den Schuppenpanzer der Oberseite. Hierbei bemerkt man zwischen kleineren Schuppen grössere, deren sichtbare Unterseite einen kreisförmigen Umriss und eine flache Vertiefung in der Mitte zeigt. Dieselben haben einen Durchmesser von ungefähr 2 mm und stehen nicht besonders dicht, indem sie etwa um das Doppelte ihres Durchmessers von einander entfernt sind. In der Nähe der Mittellinie sind sie grösser und stehen dichter als auf den Seiten der Brustflossen. In der Abbildung sind diese Schuppen, namentlich auf der rechten Seite unterhalb der Bruchlinie und vorn vor dem Kopf, deutlich zu erkennen. Auch de Zigno hat sie an seinem Exemplar bemerkt und neben der Abbildung desselben vergrössert, allerdings nicht besonders genau dargestellt.

Auch an dem Exemplar der Collection de Zigno sind diese Schuppen nur von der Unterseite zu sehen; es ist ebenso wie unser Exemplar mit der rauhen Oberseite im Gestein haften geblieben. Die Oberseite, d. h. also die Kronen der besprochenen grösseren Schuppen, habe ich an einem Exemplar in der Sammlung der Akademie in Verona studieren können. Die Oberseite zeigt einige kurze, oben gerundete Leisten, welche sich in unregelmässiger Weise im Centrum der Krone vereinigen. Zwei Längsreihen grösserer Schuppen ziehen sich ausserdem auf dem Schwanz hin, werden aber schnell kleiner und verschwinden, wie es scheint, an der zweiten Dorsalis.

Da die unserer Art nahe stehende, lebende *Platyrhina Schönleinii* M. & H. bisher nur durch das eine im hiesigen Museum befindliche Exemplar vertreten ist, so ist es den Ichthyologen vielleicht nicht unwillkommen, wenn

ich die Kenntnis dieses Exemplares in einigen Punkten und zunächst durch Abbildung eines Zähnchens erweitere, zumal diese Hartgebilde isoliert auch fossil zu erwarten sind.

Wie die nebenstehende Abbildung Fig. 16 zeigt, ist die Krone gerundet, vorn oben durch eine horizontale Kante ausgezeichnet, welche sich nach den Seiten verflacht; vorn an der Basis ist die Krone in einen wenig ausgebildeten Zapfen verlängert. Durch die rundliche Form der Krone und den Besitz des Zapfens schliesst sich der Bau dieser Zähne unmittelbar an den Typus der Rhinobatiden an, während er andererseits die Form der Wurzelzapfen bereits mit den Zähnen der Rajiden gemein hat. Ein Vergleich von Fig. 16 mit den pag. 77 abgebildeten Zähnen von Rhinobatiden und dem pag. 91 abgebildeten Zahn einer weiblichen *Raja* wird diese Verhältnisse leicht veranschaulichen.





Fig. 16. Ein Zahn von *Platyrhina Schoenleinii* M. & H., oben von innen, unten von der Wurzel aus gesehen, in ca. 15-facher Vergrösserung.

In betreff der Mikrostructur der besprochenen Zähnchen hebe ich noch hervor, dass dieselben eine mittlere Pulpa enthalten, von welcher nicht sehr zahlreiche Dentinröhrchen ausgehen. Bei der hellbraunen Färbung und der Kleinheit der Zähnchen sieht man unter dem Mikroskop diese Röhrchen klar durchschimmern.

Ein Dünnschliff durch ein kleines Fragment des zusammengedrückten Aussen- und Innenskeletes zeigte von aussen nach innen unter einer Placoin-Schmelzlage eine vierseitig umgrenzte Dentinkrone, in welcher sich von einem Stamm die Dentinröhrchen mit wenigen stark divergirenden Ästen verzweigen. Die concentrische Schichtung im intercellulären Dentin, welche bei allen Rhinobatiden besonders deutlich hervortritt, ist auch hier typisch ausgeprägt. Unter den von mir bis jetzt untersuchten Schuppen stehen der geschilderten Form die von *Trygonorhina fasciata* am nächsten.

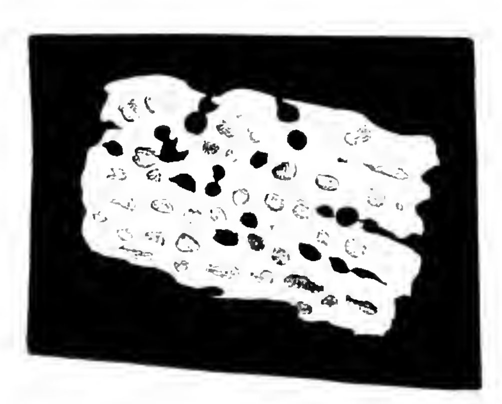


Fig. 17. Querschnitt durch ein Kalkprisma des Innenskelets von *Trygonorhina de Zignii* Heckel sp. in 50 facher Vergrösserung.

Von den Kalkkörpern des inkrustierten knorpeligen Innenskeletes habe ich nebenstehend (Fig. 17) eine Zeichnung in etwa 500 facher Vergrösserung gegeben, besonders mit Rücksicht darauf, dass das pag. 98 Fig. 15 abgebildete Präparat eine irrthümliche Auffassung unterstützen könnte, die hinsichtlich der Verkalkung dieser Theile mehrfach geäussert worden ist.

Joh. Müller hatte zwar scharf hervorgehoben, dass die Verkalkung des

Innenskeletes der Knorpelfische aus pflasterförmigen Kalkprismen bestehe, welche wesentlich auf die Aussenseite der Knorpel beschränkt sind und in sich Hohlräume enthalten, welche niemals die Kanälchen besitzen, die die Knochenzellen höherer Thiere kennzeichnen. Trotzdem damit der scharfe Gegensatz, den diese Verkalkung bei den Elasmobranchiern gegenüber der echten Verknöcherung der höheren Wirbelthiere aufweist, bereits scharf präcisiert war, hat man diesen Gegensatz später gewöhnlich sehr zu entwerthen gesucht. So sagt F. Leydig in seinen Beiträgen zur Anatomie der Rochen und Haie*) über Joh. Müller's „pflasterförmigen kalkhaltigen Knorpel, welcher Ausdruck nur synonym sein kann mit Knochen." Er spricht dann demgemäss auch bei Selachiern von Knochenschuppen und den darin enthaltenen Hohlräumen als Knochenkörperchen. Ja er geht sogar so weit, dass er z. B. sagt: „Ich weiss nicht, warum man bei Besprechung der Primordialschädelverhältnisse von dem Schädel der Plagiostomen bloss in der Weise redet, als ob er nur Knorpelsubstanz wäre. Ist er doch ebenso von einem Knochenbeleg umhüllt, wie der Primordialschädel etwa eines Hechtes, freilich mit dem Unterschiede, dass die Knochenstücke, so ziemlich von einerlei Grösse und Figur, wie ein Epithel ihn überziehen, während bei anderen Wirbelthieren der Knochenüberzug aus grösseren Stücken besteht. Man könnte sogar, auf dieser Thatsache fussend, demonstrieren, dass es doch Scheitel- und Stirnbeine gäbe u. s. w." **)

Es lässt sich ja natürlich principiell nichts einwenden gegen die Bezeichnung aller verkalkten Skelettheile als Knochen, dann aber müsste man meines Erachtens auch consequent sein und die Verkalkungen wirbelloser Thiere wie das Skelet der Echinodermen, der Krebse, oder der Mollusken ebenfalls als Knochen bezeichnen, wie es z. B. mit dem sogenannten „Sepienknochen" geschehen ist. So aber stellt man ganz verschiedenartige Skeletbildungen der Wirbelthiere zusammen und in einen Gegensatz zu anderen Skeletbildungen, die wenigstens morphologisch einem Theil jener Bildungen sehr ähnlich sind.

Der obigen Auffassung des Selachierskeletes möchte ich schon principiell deswegen nicht beipflichten, weil ich es nicht für vortheilhaft und

*) F. Leydig: Beiträge zur mikroscopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. pag. 6—9.

**) Eine Stütze erfuhr diese Auffassung neuerdings durch eine Arbeit E. Cope's über *Dydimodus*, einen Xenacanthiden aus dem Perm von Texas (Proceedings of the Academy of Natural Sciences. Philadelphia 1883. pag. 108). — Da mir Professor Cope bei einem Besuche in Philadelphia selbst Gelegenheit bot, den Schädel jener Xenacanthiden daraufhin zu betrachten und mir Material zu mikroscopischer Untersuchung gab, so glaube ich mich nun zu der Behauptung berechtigt, dass die Verkalkung des Schädels von *Didymodus* sich in keiner Weise von der der Plagiostomen unterscheidet. Die systematische Zugehörigkeit derselben zur Gattung *Orthacanthus* Ag. kann unbedenklich angenommen werden.

klärend halte, morphologisch grundverschiedene Gebilde mit gleichen Namen zu belegen, besonders wenn ihre homologe Bildung nicht über allen Zweifel erhaben ist. Das aber ist hier nicht der Fall, und die wesentliche Voraussetzung, auf welcher obige Auffassung fusst, dass die Hohlräume in den Kalkprismen des Plagiostomenskeletes als Knochenkörperchen anzusprechen sind, wird durch ein Bild, wie das vorstehend dargestellte, wie ich meine, vollkommen widerlegt. Man sieht daran, dass die verkalkten Theile ein maschiges Netzwerk bilden, welches morphologisch am meisten an das des Echinodermenskeletes erinnert. Das Gleiche kann man auch an verkalkten Wirbelkörpern beobachten. Die Zwischenräume zwischen diesen Kalktrabekeln als Knochenkörperchen zu betrachten, halte ich im Hinblick auf diese Verhältnisse für ausgeschlossen.

Infolge der bedeutenden Entwicklung des Hautskeletes sind an unserer Form vom Bolca die Theile des Innenskeletes grossentheils verdeckt und im Einzelnen schwer zu erkennen. Ziemlich deutlich zeigt sich das Brustflossenskelet. Zunächst fällt als wichtig in die Augen, dass der sogenannte Schultergürtel stark in die Breite gezogen ist, in einem Maasse, wie es von Rhinobatiden nur bei *Platyrhina Schönleinii* in ähnlicher Weise zu beobachten ist. Ferner markieren sich sehr deutlich die Brustflossenstrahlen und zeigen ebenfalls im Gegensatz zu den anderen Rhinobatiden mit *Platyrhina Schönleinii* bemerkenswerthe Übereinstimmung. Sie sind auffällig breit, so dass fast keine Zwischenräume zwischen den Flossenstrahlen bleiben, ferner sind diese wenig deutlich gegliedert, so dass man nur am seitlichen Rande Gliederungslinien bemerkt, schliesslich verlaufen sie auch nach vorn so gerade, dass sie hier ungefähr mit einem Winkel von 70° von beiden Seiten zusammenstossen. Letzteres giebt der Form ein besonders charakteristisches Aussehen, scheint aber in gleicher Weise auch bei *Platyrhina Schönleinii*, weniger bei *Platyrhina sinensis* entwickelt zu sein.

Das Kiemenskelet nimmt den Raum zwischen der Wirbelsäule und den beiderseitigen Brustflossen ziemlich vollständig ein. Vom Schädel ist kein Theil deutlich zu erkennen, was bei dem Mangel getrennter Schädeltheile und der starken Hautpanzerung nicht Wunder nehmen kann.

Das Beckenflossenskelet ist sehr undeutlich erhalten, doch sah ich, dass vordere Lauffinger, wie sie die Rajiden besitzen, nicht ausgebildet sind; im übrigen scheinen diese Flossen dreieckig geformt und aussen schwach gerundet.

Die Wirbelsäule besteht aus mässig zahlreichen Wirbeln, welche ziemlich ebenso lang als dick sind. Die Längsleisten zwischen den dichter verkalkten Doppelkegeln scheinen nicht besonders zahlreich und nur durch schwache Längseinstülpungen getrennt zu sein.

Das Skelet der dorsalen Flossen auf dem Schwanz ist an dem Tafel II abgebildeten Exemplar der Sammlung DE CANOSSA unter der Schuppenbedeckung nicht zu erkennen, scheint aber an dem Exemplar der Collection DE ZIGNO deutlicher. DE ZIGNO selbst bildet zwar nichts davon ab, aber auf der prächtigen Aquarellzeichnung der Paduaner Universität sieht man kräftige, breite Strahlen an der Seite des Schwanzes. Dieselben sind an dieser Zeichnung in ununterbrochener Reihe gezeichnet, so dass sie wie Dornfortsätze der Wirbelsäule erscheinen; ich nehme an, dass, wenn die Zeichnung vollkommen correct ist, durch Zusammenschiebung der beiden Flossen das sonst unerklärliche Bild hervorgerufen wurde, welches übrigens in jedem Falle eine falsche Vorstellung wenigstens über die Form des Schwanzes erwecken muss. Die Flossenstrahlen selbst fehlen dieser Abbildung.

Im Hinblick auf die verschiedenen Beziehungen, die unsere Form zur Gattung *Platyrhina* aufweist, sind wohl einige weitere Bemerkungen über die beiden lebenden Vertreter dieser Gattung, die mir in den Originalen vorliegen, gerechtfertigt. Was zunächst die Beziehungen unserer eocänen Form zu den beiden Arten von *Platyrhina* betrifft, so schliesst sich dieselbe entschieden sehr viel näher an *Platyrhina Schönleinii*, als an *Platyrhina sinensis* an. Mit erstgenannter Art hat sie zunächst die allgemeine Körperform gemein, im Besonderen ist beiden gemeinsam die gerundete Form des Vorderrandes und die Ausbreitung der Brustflossen über den grösseren Theil der Beckenflossen, so dass die letzteren nur wenig unter der rundlichen Scheibe der Brustflossen herausragen.

Auffallend ähnlich ist ferner bei beiden die gerade Form der breiten Brustflossenstrahlen und deren Anordnung, indem die vorderen Strahlen stark etwa bis zu einem Winkel von 70° convergieren.

Auch bei *Platyrhina Schönleinii* füllen die langen Kiemenbögen den ganzen Raum zwischen den Propterygien aus.

Der Schwanz unserer Form ist, falls er bei dem Tafel II abgebildeten Exemplar unverletzt vorliegt, an der Basis noch etwas schmäler als bei den lebenden Platyrhiniden. Auch war der Schwanz kürzer als bei *Platyrhina Schönleinii*, sodass die erste Dorsalis dem Becken mehr genähert ist und die zweite Dorsalis und Caudalis unmittelbar dahinter stehen.

Eine absolute Sicherheit ist in diesen Verhältnissen allerdings kaum zu gewinnen, da die vielfach zerspringenden Platten durch die Steinbrecher wie gesagt bisweilen zu einem Mosaik von recht bedenklichem Werthe zusammengekittet worden sind.

Platyrhina Schönleinii ist übrigens nicht unerheblich verschieden von *Platyrhina sinensis*. So sind bei beiden z. B. die grossen Hautschuppen sowohl morphologisch wie auch histologisch unterschieden. Bei *Platyrhina*

Schönleinii haben diese Schuppen eine gerundete, mützenförmige Krone mit dick vortretender Schmelzkappe und keiner durchgeführten Concentration der Dentingefässe zu einer einheitlichen Pulpa. Bei *Platyrhina sinensis* sind die Schuppen fast wie bei *Raja* in eine feine Spitze ausgezogen und zeigen im Innern eine nach oben einheitliche Pulpa. Auch die äussere Gestalt beider ist verschieden, indem die Rumpfscheibe bei *Platyrhina Schönleinii* viel mehr gerundet ist und die Beckenflossen ganz überwachsen hat, während sich diese letzteren bei *Platyrhina sinensis* noch frei vom Körper abgliedern und denselben dadurch *Trygonorhina* nahe stellen.

Eine sehr auffällige Uebereinstimmung zeigt ferner *Platyrhina sinensis* mit *Trygonorhina fasciata* in der Vertheilung der grösseren Schuppen auf der Oberseite der Rumpfscheibe, indem die Anordnung, Zahl und Stellung der grösseren Schuppen an den Augen auf dem Schultergürtel und dem vorderen Theil des Rückenfirstes bei beiden Arten absolut die gleiche ist. Dieser Umstand nähert beide Arten einander umsomehr, als bei *Platyrhina Schönleinii* die Vertheilung dieser Skeletgebilde eine ganz abweichende ist.

Während also *Platyrhina Egertoni* in der allgemeinen Form entschieden an *Platyrhina Schönleinii*, weniger *Platyrhina sinensis* erinnert, ist sie von diesen beiden unterschieden durch die Form der Zähne, der grösseren Hautschuppen und deren Vertheilung, sowie durch die vollkommene Rundung der Rumpfscheibe.

Platyrhina bolcensis (Heckel) Molin.

Textfigur 18, pag. 107.

Narcopterus bolcanus (Name ohne Beschreibung). L. Agassiz: Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefactenkunde 1835, pag. 297. — Poissons fossiles, III, pag. 382.

Platyrhina ? bolcana, Pictet: Traité de Paléontologie II. Paris 1854, pag. 277, Anmerkung.

Platyrhina bolcensis (Name ohne Beschreibung). Heckel: Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1851. Band VII, pag. 324.

Platyrhina bolcensis, Molin: Primitiae Musei Archigymnasii patavini. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1860. Band XXXX, pag. 587.

Erst Molin hat, nachdem verschiedene Ichthyologen dieser Form einen Namen gegeben hatten, eine Beschreibung derselben geliefert. Infolge dessen ist auch er als alleiniger Autor dieser Art anzusehen. Heckel, den Molin als solchen citiert, hatte überdies, wie Molin mit Recht annimmt, unter seiner Bezeichnung auch die *Narcine Molini mihi* mit inbegriffen, deren Original in Padua neben dem unserer Art aufgestellt ist. Wie Heckel angiebt, hatte schon Joh. Muller die Form, gelegentlich eines Besuches in Padua, als

Vertreter seiner Gattung *Platyrhina* erkannt. Ueber die Richtigkeit dieser Auffassung kann meines Erachtens kein Zweifel bestehen.



Fig. 18. *Platyrhina bolcensis* Molin. Zinkotypie nach der Paduaner Originalabbildung.

Das Exemplar ist fast vollständig erhalten, nur die Schwanzflosse und die eine Ventralis sind grösstentheils zerstört, auch ist am Rostrum und am vorderen Theil der linken Brustflosse eine in der Figur dunkeler er-

scheinende Partie nachträglich z. Th. unrichtig ergänzt. Da ich nicht das Glück hatte, Herrn Professor OMBONI bei meinem Besuche in Padua anzutreffen, so konnte ich das Exemplar nur unter Glas in einiger Entfernung studieren.

Für die systematische Beurtheilung der vorliegenden Form kommt in erster Linie die Entwicklung der Brustflossen in Betracht. Dieselben sind nach vorn so weit ausgedehnt, dass ihre vordersten Strahlen vor dem Kopfe sich einander sehr nähern und dadurch eine Zugehörigkeit zu den Rhinobatiden ausschliessen, denen die Form sonst, in ihrer allgemeinen Gestalt, noch nahe steht. Wie wir oben sahen, sind ja auch die Platyrhiniden nichts anderes als Rhinobatiden, bei denen die Ausdehnung der Brustflossen im Sinne von *Psammobatis* und *Cyclobatis* fortgeschritten ist. Auf diesem Differenzirungswege ist aber unsere Form noch nicht so weit vorgeschritten, wie die beiden lebenden und die beiden anderen hier beschriebenen Arten von *Platyrhina*. Bemerkenswerth ist in gleicher Hinsicht auch noch, dass die Brustflossenstrahlen fast gar nicht verbreitert sind, wie dies sonst für Platyrhiniden charakteristisch wird, sondern dass in diesem Punkte ebenfalls die Form noch die einfacheren Verhältnisse aufweist, wie sie uns bei den Rhinobatiden entgegen treten. Die Rippen sind gegenüber den Rhinobatiden erheblich verkürzt. Im Übrigen lässt sich über die Art nicht viel sagen, die Form des Schwanzes und seiner Flossen ordnen sich durchaus dem Charakter von *Platyrhina*, namentlich dem der lebenden *Platyrhina sinensis*, unter. Die Länge des Objectes (ohne die fehlende Schwanzflosse) beträgt 68 cm, wovon 19 cm auf die Strecke vom Vorderrand bis zum Schultergürtel, 25 cm auf die Strecke von da bis zum Hinterrande der Bauchflossen und nahezu ebensoviel auf den Rest des Schwanzes entfallen. Die grösste Breite der Scheibe beträgt 35 cm, von denen auf jede Flosse etwa 14 cm entfallen. In der Wirbelsäule kommen etwa 20 Wirbel auf den Raum von 10 cm.

Original in der Universitätssammlung zu Padua.

Platyrhina gigantea DE BLAINVILLE sp.

Raja torpedo, VOLTA: Ittiolitologia veronese. 1796. Taf. 61.

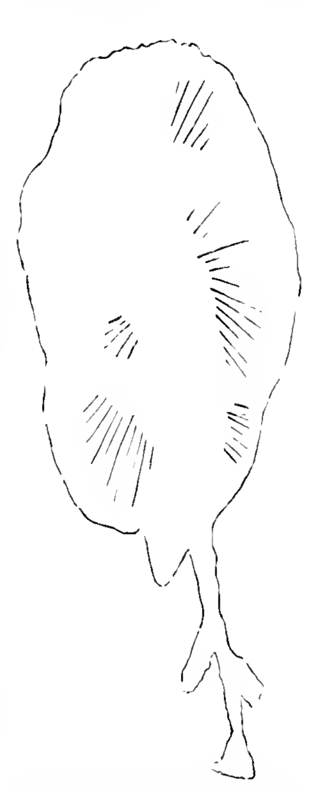
Narcobatus giganteus, DE BLAINVILLE: Nouveau Dictionaire d'Histoire naturelle. Vol. XXVII. 1818. pag. 337. (Ichthyologie pag. 33.)

Torpedo gigantea, AGASSIZ: Poissons fossiles. III. pag. 382; IV. pag. 38.

Narcine gigantea, z. Th. R. MOLIN: Primitiae Musei Archigymnasii patavini. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1860. Band XXXX. pag 585.

Das Original der vorstehenden Art, welches von VOLTA unter dem Namen *Raja torpedo* beschrieben und auf der Riesentafel 61 der Ittiolitologia in natürlicher Grösse abgebildet ist, scheint in der Conte GAZOLA'schen Sammlung

abhanden gekommen zu sein, wenigstens war es während meiner 14 tägigen Anwesenheit in Verona daselbst nicht mehr ausfindig zu machen. Ich bin daher im Folgenden auf die Abbildung und Beschreibung VOLTA's angewiesen, glaube mich allerdings hierin nicht schlechter zu befinden als die oben genannten Autoren, die sich bei ihren Beschreibungen, wie mir scheint, auch lediglich auf die VOLTA'sche Abbildung gestützt haben. MOLIN hat hingegen die Tafel III abgebildete *Narcine Molini* derselben Art zugerechnet und sich nun wesentlich auf dieses Exemplar der Paduaner Universitätssammlung gestützt, welches ihm unmittelbar vorlag. Da ich das letztgenannte Exemplar später noch eingehend zu besprechen habe, so beschränke ich mich hier auf den Nachweis der Unmöglichkeit, diese Form mit der *Raja torpedo* VOLTA zu identificieren.


Fig. 19. Skizze nach der VOLTA-schen Abbildung der *Raja torpedo*, sehr verkleinert.

Das VOLTA'sche Exemplar, dessen Umrisse in nebenstehender Textfigur 19 skizziert sind, zeigt eine von rechts oben nach links unten verzerrte Rumpfscheibe, welche nun nach dieser Verzerrung eine länglich ovale Gestalt hat. Das diese nicht die natürliche ist, geht aus der Richtung der Brustflossenstrahlen hervor, deren Lage an einigen Stellen der Abbildung kenntlich ist. Denkt man sich diese Brustflossenstrahlen in ihre normale Lage zurückgeschoben, so wird es wahrscheinlich, dass das Thier im Leben eine gerundete Rumpfscheibe besass. Sicher ist jedenfalls das, dass die Brustflossen einen bedeutenden Raum einnahmen, und dass ihre Grösse und besonders ihre Ausdehnung nach vorn mit der geringen Ausbildung der Brustflossen bei Torpediniden in auffallendem Widerspruch steht. Denkt man sich z. B. die Taf. III abgebildete *Narcine* in ähnlicher Weise verschoben, so könnten deren Brustflossen niemals die ganze Scheibe umgeben, wie dies bei unserer Form sicher der Fall sein musste. Bei den übrigen Torpediniden sind die Flossen ausserdem noch durch stärkere Verbreiterung des Pectoralgürtels sehr auseinander gerückt, während bei unserer Form der Pectoralgürtel kurz und die Flossen einander genähert zu sein scheinen. Die Lage der Beckenflossen bei unserer Form entzieht sich einer einigermassen klaren Deutung, entspricht aber, nach der Abbildung zu urtheilen, nicht deren Form und Stellung bei *Narcine*. Die Form des Schwanzes und seiner Flossen berechtigt uns ebenfalls nicht, die Form mit *Narcine* zu vereinigen.

Muss aus den angeführten Gründen die Zutheilung dieser Form zur Gattung *Narcine* schon sehr bedenklich erscheinen, so wird dieselbe, wie ich glaube, unmöglich aus folgender Erwägung. Die Tropediniden besitzen mit ihrer weichen, gänzlich unverkalkten Haut als erhaltungsfähige Hartgebilde nur die Zähne und das Innenskelet. Dieses muss also, da es von keinen Hartgebilden der Haut bedeckt wird, an einem fossilen Skelet sehr scharf und deutlich hervortreten, wie dies auch bei der Taf. III abgebildeten *Narcine* in vollstem Maasse der Fall ist. Die geringe Entwicklung erhaltungsfähiger Theile namentlich aber der Mangel eines den Cadaver fest umschliessenden Schuppenkleides, werden Torpediniden im allgemeinen schwer erhaltungsfähig machen, und jedenfalls werden die zarten, in dicke Fleischmassen eingebetteten Skelettheile kaum in Zusammenhang bleiben können, wenn der Cadaver eine starke Verschiebung erleidet. Bleibt also ein Torpedinidenskelet überhaupt fossil erhalten, so wird es seine Skelettheile klar und in normaler Lage zeigen müssen. Bei der *Raja torpedo* VOLTA's ist das Gegentheil der Fall. Das Fossil zeigt das Innenskelet nichts weniger als klar, sondern von dicken, undeutlich erhaltenen Resten bedeckt, welche der Haut entstammen müssen; dieselben machen gerade in der Mitte der Scheibe das Bild am undeutlichsten, wo bei Torpediniden die weichen und nicht erhaltungsfähigen electrischen Organe ihren Platz haben.

Nach Alledem scheint mir die Zurechnung der Tafel III abgebildeten *Narcine* zu dieser Art und die Zutheilung dieser letzteren zu den Torpediniden für unberechtigt. Ob nun aber dieser Roche wirklich eine echte *Platyrhina* ist, das konnte ich zunächst nach der VOLTA'schen Abbildung nicht sicher entscheiden.

Zu meiner grossen Freude fand ich nun aber, dass ein in dem hiesigen palaeontologischen Museum aufbewahrter Roche, den ich früher bei oberflächlicher Betrachtung und im Hinblick auf seine Grösse für *Urolophus princeps* gehalten hatte, ein riesiger Platyrhinide ist. Das genauere Studium dieses Exemplares überhob mich dann jedem Zweifel, dass auch der Abbildung VOLTA's ein Individuum dieser Art zu Grunde gelegen hat. Es wird diese Ueberzeugung auch dadurch gestützt, dass diese Art zu den häufigsten Selachiern von Bolca gehört. Die Sammlung der Academie zu Verona besitzt nämlich ebenfalls mehrere Exemplare, welche dem von VOLTA abgebildeten und dem des Berliner Museums an Grösse nur wenig nachstehen. Dieselben sind zwar zum Theil in bedenklicher Weise von den Arbeitern zusammengeflickt, aber immerhin ist der vordere Theil der Rumpfscheibe deutlich erkennbar und charakteristisch genug, um die Zugehörigkeit dieser Exemplare zu *Platyrhina gigantea* zu erweisen.

Die eine der prächtigen Originalzeichnungen MOLIN's zeigt schliesslich

einen unvollständig erhaltenen und leider auch mehrfach „verbesserten" Rochen der DE ZIGNO'schen Sammlung, den ich mich nicht besinne, bei meinem Besuche daselbst gesehen zu haben. Die äusseren Theile der Flossen und des Schwanzes fehlen dem Stück, aber seine centralen Theile passen ebenfalls zu den vorher besprochenen Exemplaren.

Was nun die specifischen Eigenthümlichkeiten dieser Art anbetrifft, so steht dieselbe in ihrer allgemeinen Körperform, namentlich in der Entwicklung ihrer Brustflossen, der *Platyrhina Egertoni* nahe, wie mir besonders das Exemplar der Berliner Sammlung beweist, in welcher die rundliche Form der Scheibe trotz einer auch hier eingetretenen Verzerrung noch klar zu erkennen ist. Von der *Platyrhina Egertoni* unterscheidet sich unsere Art aber durch ihre etwa 3fache Grösse und durch den Mangel grösserer Hautverkalkungen in dem Schuppenkleide der Oberseite. Die Unterseite ist hier mit besonders kleinen, flachen, rundlichen Schüppchen gleichmässig überzogen. Im Übrigen, namentlich hinsichtlich des Innenskelets, habe ich wenig Deutliches und nichts von Wichtigkeit erkennen können.

Narcine HENLE.

Narcine MOLINI n. sp.

Narcine gigantea z. Th., R. MOLIN: Primitiae Musei Archigymnasii patavini. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1860. Band XXXX. pag. 585.

Bei der Beschreibung seiner *Narcine gigantea* hat MOLIN sich auf zwei Exemplare gestützt. Das eine derselben ist die von VOLTA l. c. Taf. 61 abgebildete *Raja torpedo*, welche später von L. AGASSIZ als *Torpedo gigantea* bezeichnet wurde, das andere das Original zu der vorliegenden Art. Indem MOLIN ausdrücklich auf die VOLTA'sche *Raja torpedo* verweist und den ihr von BLAINVILLE und AGASSIZ gegebenen Artnamen übernahm, machte er diese Form zum Typus seiner Art. In betreff des zweiten Exemplares — unserer hier zu besprechenden Art — bemerkt er wörtlich: „In Collectione Musei patavinae Universitatis duplex torpedinis specimen servatur, quod effigiei *Rajae Torpedinis*, etsi haec rudis et ambigua sit, omnino respondet." Er gesteht also ausdrücklich zu, dass er das Exemplar der Paduaner Universitätssammlung nur mit Vorbehalt der VOLTA'schen Form und also seiner Art *Narcine gigantea* zurechne. Trotzdem hat nun MOLIN nicht das VOLTA'sche

Stück, sondern wesentlich das der Paduaner Sammlung seiner Beschreibung zu Grunde gelegt, weil dieses letztere viel besser erhalten ist und MOLIN wohl auch zugänglicher war als das andere. Es tritt dadurch in nomenclatorischer Hinsicht ein sehr merkwürdiger Fall ein, weil Benennung und Beschreibung auf verschiedene Dinge begründet sind. Da nun aber, wie gesagt, MOLIN ausdrücklich die VOLTA'sche Form zum Typus seiner Art macht und dieser das Paduaner Exemplar nur mit Vorbehalt zurechnet, so muss man diesem letzteren einen neuen Namen geben, da es sich erweist, dass dieselbe einen anderen Typus repräsentiert als die VOLTA'sche *Raja torpedo*.

Bei Besprechung der letztgenannten Form, für welche der MOLIN'sche Artname in *Platyrhina gigantea* übernommen wurde, hob ich bereits hervor, dass dieselbe keine Torpedinide sein könne, und damit ist jede Beziehung zu der nun zu behandelnden unzweifelhaften Torpedinide ausgeschlossen. Es waren eben, wie gesagt, sicher auch nur die Eigenschaften dieser Form, welche MOLIN zur Wahl des Gattungsnamens *Narcine* für seine Art veranlassten.

Im Übrigen machte MOLIN bereits auf einen weiteren, jedenfalls sehr wahrscheinlichen Irrthum aufmerksam, dass HECKEL unter seiner *Platyrhina bolcana* dieses Exemplar mit der hier als *Platyrhina bolcensis* beschriebenen Form vereinigt hatte. Von dieser existiert in Padua nur ein aus Platte und Gegenplatte bestehendes Exemplar, HECKEL erwähnt aber deren zwei. Dass er mit dem zweiten unser Exemplar meinte, ist schon deshalb wahrscheinlich, weil kein anderes Exemplar der Paduaner Sammlung zu einer derartigen Verwechselung hätte Veranlassung geben können. Den Namen *Platyrhina bolcana* hatte HECKEL diesen beiden Exemplaren gegeben, weil er annahm, dass AGASSIZ diese unter seinem Namen *Narcopterus bolcanus* verstanden hätte. Ob nun der von AGASSIZ gegebene Name sich auf unsere *Trygonorhina bolcensis* oder unsere *Narcine Molini* gründet, ist nicht mehr festzustellen. Unwahrscheinlich wäre es nicht, dass jener vorzügliche Fischkenner in unserer Form die Merkmale einer Torpedinide erkannte und deren Beziehung zu *Narcine* mit dem Namen *Narcopterus* zum Ausdruck brachte.

Was unsere Form auf den ersten Blick als Vertreter der Torpediniden charakterisiert, ist der freie Raum, der sich jederseits zwischen den Kiemen und den Brustflossen kenntlich macht. In diesen Zwischenräumen haben unzweifelhaft die electrischen Organe ihren Sitz gehabt. Die Ausdehnung derselben ist bei *Narcine* im Verhältniss zu den anderen Torpediniden noch gering (vergl. die Textfigur pag. 71). Hieraus lässt sich folgern, dass die electrischen Organe bei *Narcine* noch weniger entwickelt waren, als bei den übrigen Torpediniden.

Das Skelet der Brustflossen unterscheidet sich kaum wesentlich von dem der lebenden *Narcine brasiliensis* v. OLFERS; auch der Umriss der Rumpf-

scheibe dürfte dem der genannten Art ähnlich gewesen sein, nur dass die Brustflossen seitlich und hinten in stumpfe Ecken ausgezogen sind, wie sie wesentlich stärker ausgeprägt für die lebende *Narcine Timlei* Bloch charakteristisch sind. Der Schultergürtel ist auch bei unserer fossilen wie bei den lebenden Arten in starker Kurve vorwärts gebogen.

Die Beckenflossen schliessen sich ziemlich unmittelbar den Brustflossen an, werden aber jedenfalls nicht an ihrer vorderen Abgliederungsstelle von den Brustflossen bedeckt, wie dies bei einigen Arten von *Narcine* und bei jüngeren Torpedinidenformen der Fall ist. Das Verhalten unserer *Narcine* schliesst sich in diesem Punkte an das von *Rhinobatus* an und nähert sich damit dem primitiven Zustand der Haie. Auch die grosse Zahl der Bauchflossenstrahlen — ich glaube 23 zählen zu können — schliesst unsere Form den ältesten Arten der Gattung *Rhinobatus* an; eine nur wenig geringere Zahl besitzt noch *Narcine brasiliensis*, während dieselbe bei den übrigen Torpediniden zum Theil bedeutend heruntersinkt, je nachdem die Bauchflossen durch die Ausbreitung der Brustflossen nach hinten von ihrer Funktion beim Schwimmen entbunden werden. Ein besonderes Interesse verdient der Bau des Beckenknorpels, insofern an demselben die seitlichen Stützfortsätze schon sehr wohl entwickelt sind; dagegen tritt die doppelte Krümmung dieser Spangen, wie sie bei jüngeren Torpediniden sich ausprägt, hier noch nicht hervor. Diese Fortsätze reichen auch bei der lebenden *Narcine brasiliensis*, wie ich mich dank der Liebenswürdigkeit meines Collegen, Herrn Professor Dr. Hilgendorf, überzeugen konnte, bis an die Articulationsstelle der Brustflossen am Schultergürtel heran, sind aber mit dem letzteren, wie es scheint, nicht durch Sehnen verbunden. Die Form der quer gelagerten, eigentlichen Beckenspange ist an unserer fossilen Form nicht deutlich erhalten: bei *Narcine brasiliensis* bildet dieselbe einen sehr stark rückwärts gekrümmten Bogen.

Von den unpaaren Flossen sind nur die Stützfortsätze an den oberen Bögen erhalten, und zwar nur an der Schwanzflosse und einer vor ihr stehenden Dorsalis. Die letztere war ziemlich genau in der Mitte zwischen dem hinteren Rande der Bauchflossen und der Schwanzflosse angebracht, also da, wo bei den langschwänzigen Torpediniden die zweite Dorsalis steht. Die Annahme, dass dies die einzige Rückenflosse unserer Art gewesen sei, halte ich für ungerechtfertigt. Denn wenn auch bei einigen Torpediniden nur eine Dorsalis vorhanden ist, so sind das doch ausnahmslos Formen mit verkürztem Schwanz. Da der Schwanz bei unserer Art aber länger ist als bei allen übrigen Torpediniden und dadurch noch ganz an die Verhältnisse der Rhinobatiden erinnert, so werden wir annehmen müssen, dass eine vordere Dorsalis an der Stelle ansass, wo die Wirbelsäule hinter dem mit Rippen

besetzten Abschnitt stark gestört ist. Diese Störung, welche an dieser Stelle keine Details des Skeletbaues mehr erkennen lässt, ist wahrscheinlich sogar verursacht durch das ursprüngliche Vorhandensein einer Flosse, welche beim Verwesen den Theil der Wirbelsäule in Unordnung brachte, auf welchem sie stand. Dass die Torpediniden ursprünglich zwei Rückenflossen gehabt haben und Gattungen mit nur einer oder gar keiner Dorsalis als differenziertere Typen aufzufassen sind, kann wohl überhaupt nicht in Frage gezogen werden. Bei der geringen Bedeutung, welche diese Rückenflossen für Rochen mit stark entwickelten Brustflossen haben, kann ihr Verschwinden nicht befremden. Die charakteristische Aufbiegung des Wirbelsäulen-Endes in der Schwanzflosse tritt bei *Narcine Molini* auch schon deutlich hervor.

Die Wirbelkörper erscheinen bei makroskopischer Betrachtung sehr typisch actinospondyl gebaut. Ich gebe die Zeichnung, welche ich mir davon anfertigte, nicht wieder, weil sie genau dem Bilde entspricht, welches Hasse*) von einem *Narcine*-Wirbel aus dem Brüsseler Eocän giebt. Der Bau der Rippen ist aus der Abbildung Tafel III ersichtlich, ebenso die Lage der Rippen, sowie der Umriss des Schädels, an welchem das Rostrum und die Antorbitalknorpel deutlich zu erkennen sind. Auch der Kieferbogen ist klar zu sehen und gleicht durchaus dem der lebenden *Narcine brasiliensis*. Die Haut von *Narcine Molini* war gänzlich nackt.

Die übrigen Eigenthümlichkeiten unserer Art habe ich, soweit sie ein höheres Interesse beanspruchen, bereits im allgemeinen Theile besprochen.

Ich möchte daher nur noch kurz die wichtigsten Grössenverhältnisse unseres Exemplares verzeichnen.

Die Länge des ganzen Objectes beträgt 90 cm, sodass unsere Form nicht nur unter *Narcine*, sondern unter Torpediniden überhaupt sehr stattliche Dimensionen erreicht hat, zumal zu diesem Maass noch der Raum für die fehlende Schwanzflosse hinzuzurechnen ist. Die grösste Breite in der Rumpfscheibe beträgt 38 cm. Der Raum für die electrischen Organe zwischen den beiden Propterygien beträgt an der breitesten Stelle 27 cm. Der Schwanz ist hinter dem Hinterrand der Bauchflossen noch 40 cm lang sichtbar.

Auf den Raum vom Schultergürtel bis zum Becken entfallen 29 Wirbel, auf den Raum von da bis zum Ende der Beckenflossen 33, von da bis zum Schwanzende etwa 105. Die längsten Rippen messen ca. 6 cm.

Das Original zu vorliegender Art befindet sich in der palaeontologischen Sammlung der Universität Padua.

*) l. c. Besonderer Theil. IV. Taf. XXIII. Fig. 25 und 26.

Die Centrobatiden.

Man hat bisher die Myliobatiden und Trygoniden als getrennte Familien betrachtet und dieser Trennung die verschiedene Differenzierung der Brustflossen zu Grunde gelegt. Die Trygoniden waren dadurch ausgezeichnet, dass die Brustflossen bei ihnen ununterbrochen vor dem Kopf zusammenstiessen, während die Myliobatiden abgetrennte Kopfflossen besassen. Alle übrigen Merkmale der einzelnen Familien, wie die Form des Gebisses, das Vorhandensein einer Dorsalflosse etc. hatten sich mit der fortschreitenden Formenkenntnis als nicht durchgreifend erwiesen.

Es sei zunächst nur auf dasjenige Beobachtungsmaterial hingewiesen, durch welches die enge Zusammengehörigkeit der bisher getrennten Familien erwiesen wird. Hierzu genügt aber, einen Blick auf das Tafel VIII abgebildete Exemplar vom Monte Bolca zu werfen und die Textfigur 34 pag. 154. Die hohe Bedeutung dieses Exemplares beruht darin, dass dasselbe alle wesentlichen Eigenschaften eines echten Myliobatiden besitzt, aber gerade im Bau der Brustflosse — dem einzig maassgebenden Merkmal dieser Familie — noch den Trygonidentypus aufweist (vergl. die ausführliche Beschreibung pag. 153). Es ist also auch dieses letzte, für durchgreifend gehaltene Merkmal hinfällig, da es uns zwingen würde, die unmittelbaren Ahnen der jetzt lebenden Myliobatiden und ihre nächstverwandten Nachkommen in verschiedene Familien zu stellen. Das kann der Zweck der Systematik nicht sein; der eingeschlagene Weg muss verlassen werden, wenn er uns zu einem unnatürlichen Widerspruch führt. Man könnte nach dem bisherigen Stand unserer Kenntnisse noch den Ausweg für möglich halten, dass man unter Nichtberücksichtigung der Brustflossenentwicklung die „*Ceratopterina*“ in eine besondere Familie stellte und die übrig bleibenden, echten Myliobatiden durch ihr eigenthümliches Gebiss charakterisierte. Aber auch dieser Ausweg ist, wie später gezeigt werden soll, nicht angängig, da der lebende *Hypolophus sephen*, den Günther geradezu der Gattung *Trygon* unterordnet, wenigstens in seinem Unterkiefer sich unmittelbar an *Rhinoptera polyodon* anschliesst und auch der Form seiner einzelnen Zähne nach als Myliobatide betrachtet werden müsste.

Geht man nun von der praktisch nicht durchführbaren Trennung von Trygoniden und Myliobatiden ab und fasst beide zusammen, dann zeigt sich sofort, dass sie eine eng geschlossene Einheit bilden, die durch eine ganze Reihe von Eigenthümlichkeiten charakterisiert und den übrigen Rochen gegenübergestellt ist. Ich fasse die Eigenschaften der Centrobatiden in folgende Diagnose zusammen.

Cranium ohne Rostrum, vorn gerundet; die Ethmoidalregion gegen die Basis cranii gesenkt; Praefrontallücke einheitlich, über den grössten Theil des Schädeldaches ausgedehnt; Nasenkapseln senkrecht zur Längsachse gestellt; Labyrinthvorsprung am Cranium wohl entwickelt. Wirbel actinospondyl, mit wenigen flachen Längsfurchen. Rippen fehlen. Schwanz dünn, peitschenförmig, ohne Endflosse, aber häufig mit dorsoventralen Flossensäumen oder Hautfalten; seitliche Hautfalten am Schwanz nicht vorhanden; bisweilen eine kleine Dorsalflosse an der Basis des Schwanzes. Brustflossen bis vor den Kopf ausgedehnt, hinten die Bauchflossen theilweise bedeckend. Bauchflossen schwach entwickelt, mit wenigen, zarten Strahlen. Beckenknorpel in der Medianlinie vorgezogen, oder in einen medianen Fortsatz verlängert, ohne Lauf- und Stützspangen. Alle Hartgebilde bestehen aus Vasodentin. Auf dem Schwanz ein oder mehrere, hintereinander liegende, gerade, oder aufwärts gekrümmte, seitlich gezähnelte, ersatzfähige Stacheln, welche keine Flossenstacheln, sondern modificierte Hautschuppen repräsentieren. Wo eine Dorsalflosse vorhanden ist, steht dieselbe vor den Stacheln.

Wenn wir nun die Differenzierungen dieser Organe innerhalb der Familie im Einzelnen phylogenetisch verfolgen, ergiebt sich ein erheblicher Übelstand daraus, dass wir die Organisation wichtiger Theile, wie namentlich des Schädels, palaeontologisch nicht verwerthen können, weil diese nur schwach mit Kalk inkrustierten Knorpeltheile bei der Einbettung in den Meeresboden und der späteren Zusammendrückung so in sich verdrückt und verschoben wurden, dass ihre Theile kaum mehr zu analysieren sind. Anders steht es mit den freier im Fleisch liegenden und feiner gegliederten Theilen, wie namentlich dem Flossenskelet. Da das letztere auch für die äussere Gestalt und damit für die Systematik der Formen von grosser Bedeutung ist, beginne ich mit dem

Flossenskelet

und wende mich zunächst zur Besprechung der Brustflossen. Das ursprünglichste Verhalten derselben, welches wir innerhalb der Centrobatiden kennen, ist, dass die Brustflossen ununterbrochen vor dem Kopf zusammenstossen; alle anderweitigen Ausbildungsformen, die wir bisher kennen, erweisen sich als sekundäre Veränderungen dieses für die Centrobatiden primären Zustandes.

Die ununterbrochen vor dem Kopf zusammenstossenden Brustflossen erhalten sich unverändert bei den Gattungen *Trygon*, *Taeniura*, *Urolophus*, *Hypo-*

lophus, ferner bei *Urogymnus* und *Ellipesurus*, sowie bei *Pteroplatea*; bei letztgenannter Gattung erscheinen sie nur stark in die Breite gezogen. Wesentliche Modificationen stellen sich jedoch bei den Myliobatiden und Ceratopte-

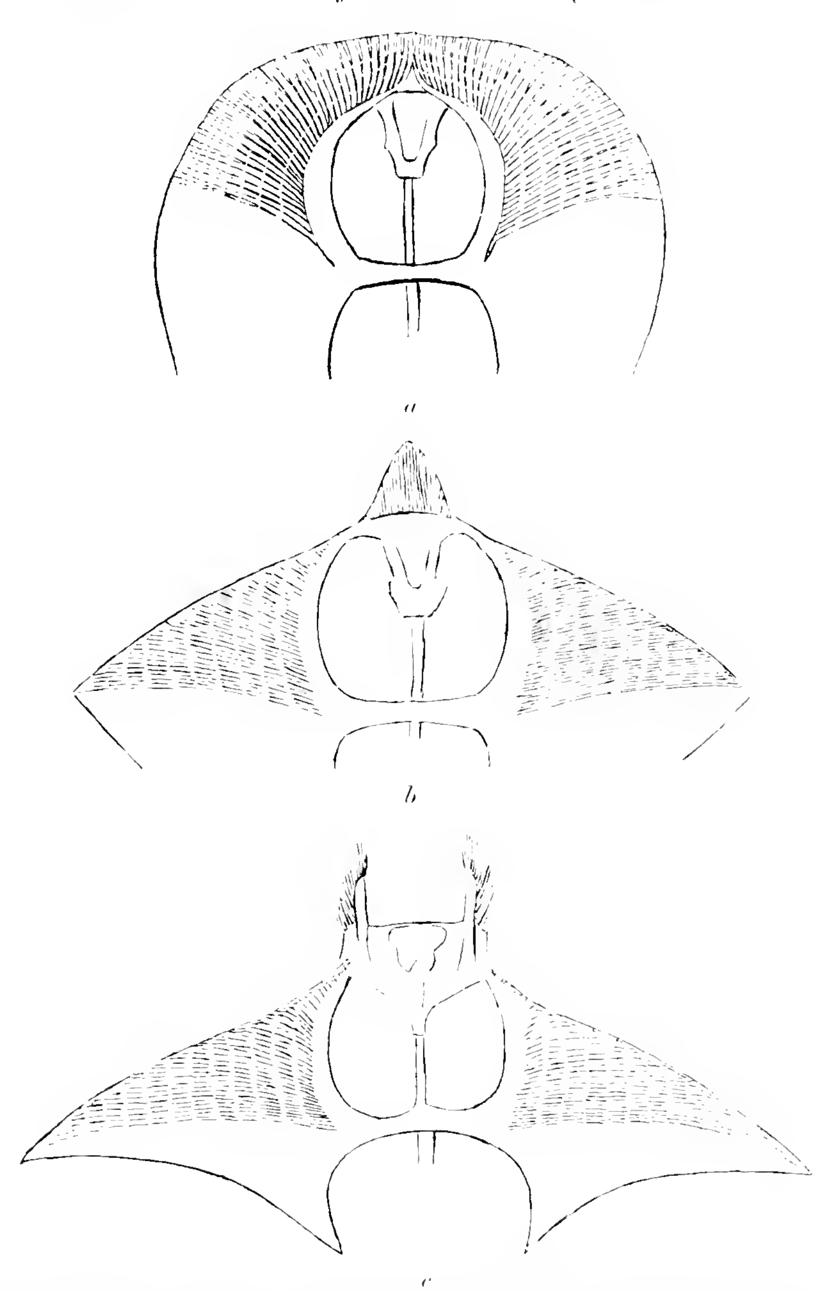


Fig. 20. Schematische Darstellung der Entwicklung der Kopfflossen der Myliobatiden. Oben (a) das vordere Flossenskelet der Trygoniden, in der Mitte (b) das von *Myliobatis*, unten (c) das der *Ceratopterinae*.

riden ein. Bei ersteren verkürzen sich zunächst die Strahlen vor dem Kopf, namentlich seitlich desselben (vergl. Tafel I und Textfigur 34 pag. 154), in einem zweiten Stadium verkümmern die Flossenstrahlen seitlich des vorderen

Kopfes vollständig, so dass sich vordere Kopfflossen von den Brustflossen absondern (*Myliobatis, Aetobatis*). In einem dritten Stadium erscheint die Kopfflosse in zwei paarige Flossen aufgelöst (Textfigur 20c). Dieser Zustand ist typisch für die Gattungen *Rhinoptera* (*Zygobatis*), *Dicerobatis* und *Ceratoptera*; er findet sich aber auch gelegentlich bei Formen mit echtem Myliobatidengebiss, wie mir ein von Herrn de Marchesetti in Triest gezeigtes Exemplar aus dem adriatischen Meer bewies.

Mit dieser Abgliederung besonderer Kopfflossen, und vielleicht als Ursache derselben, geht eine Umbildung der eigentlichen Brustflossen Hand in Hand. Während dieselben bei den Trygoniden in der Regel einen ungefähr halbkreisförmigen Umriss besitzen, sehen wir sie bei den Myliobatiden und besonders bei *Ceratoptera* und *Dicerobatis* flügelartig nach den Seiten zugespitzt, sodass die Myliobatiden ihren Namen „Meeradler" mit Recht verdienen. Eine derartige Verschiedenheit in der Form setzt natürlich eine verschiedene Funktion der Brustflossen voraus. Bei den Trygoniden, die ich Gelegenheit hatte, in verschiedenen Aquarien zu beobachten, erfolgt das Schwimmen durch ausgedehnte Wellenbewegung der distalen Flossentheile von vorn nach hinten. Bei den Myliobatiden, die ich leider nirgends Gelegenheit hatte lebend zu beobachten, kann das Schwimmen natürlich nicht in dieser Weise erfolgen, sondern muss in flugartigen Flatterbewegungen vor sich gehen. Das Maximum der Kraftäusserung ist dabei auf die Seiten der Flosse verlegt, während bei den Trygoniden die Kraftleistung auf die ganze Flosse vertheilt ist. Die Umbildung der Myliobatidenflosse erweist sich damit als eine Specialisierung einer ursprünglich indifferenten Entwicklungsform. Da die Myliobatiden und Trygoniden ungefähr den gleichen Formenreichthum entwickeln, so ist daraus nicht zu ersehen, ob eine von diesen Differenzirungen dem Organismus wesentlich vortheilhafter ist als die andere. Nicht unwichtig ist es aber jedenfalls für die Beurtheilung dieser Verhältnisse, dass bei den Trygoniden noch von einer anderen Stelle aus der gleiche Differenzierungsweg eingeschlagen wird, nämlich bei *Pteroplatea*, bei welcher die Brustflossen zwar vor dem Kopf in ununterbrochenem Zusammenhange bleiben, aber sich seitlich auch sehr stark ausdehnen, so dass ihre Bewegungsart jedenfalls ähnlich sein muss wie bei den Myliobatiden.

Bei den letzteren geht mit der Aenderung der Form der Brustflossen auch eine Umbildung in deren Skeletierung vor sich. Bei den Trygoniden verlaufen die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen im Gegensatz zu denen der Rajiden, wo sie am Schultergürtel winkelig eingebogen sind, dem Aussenrande der Flosse ungefähr parallel, während sie bei den Myliobatiden schräg von vorn aussen nach hinten ziehen und hinter dem Schultergürtel wieder nach aussen umbiegen. Zwischen diesen extremen Ausbildungsformen

der Flosse und ihres Skeletes nimmt der fossile *Promyliobatis* vom Monte Bolca eine ausserordentlich wichtige Mittelstellung ein, indem der Flossenumriss seitlich nur wenig ausgezogen ist und der Verlauf der Gliederungslinien ziemlich genau in der Mitte steht zwischen dem Verhalten der Trygoniden und der Myliobatiden. Wir sind somit durch diesen eocänen Myliobatiden in den Stand gesetzt, die Differenzirung der Brustflossen der Myliobatiden von der der Trygoniden phylogenetisch abzuleiten. In dem Bau des Schultergürtels habe ich wesentliche Differenzierungen bei Trygoniden und Myliobatiden nicht verfolgen können.

Die Bauchflossen, welche ja bei den Selachiern im Allgemeinen eine sehr geringe physiologische Bedeutung, mindestens für die Bewegung, haben, sind bei den Centrobatiden besonders schwach entwickelt und bieten auch kaum nennenswerthe Differenzirungen innerhalb der Familie. Als wichtig aber gegenüber den anderen Rochen ist der Bau des Beckenknorpels hervorzuheben. Während derselbe bei allen Rhinorajiden seitlich die oben beschriebenen, nach vorn gerichteten Fortsätze zeigt, bildet er bei den Centrobatiden einen dünnen, nach vorn gerichteten Bogen, der in der Mediane winkelig nach vorn gebogen, oder wie bei *Potamotrygon*, in einen langen Fortsatz ausgezogen ist. Bei der physiologischen Bedeutungslosigkeit des Beckenknorpels ist dieser Unterschied im Bau desselben bei Centrobatiden und Rhinorajiden sicher von hohem phyletischen Werth, wie ich bereits bei Besprechung der Rhinorajiden hervorhob.

Die unpaaren Flossen erscheinen bei den Centrobatiden sehr untergeordnet und in einem solchen Grade der Verkümmerung, dass sie bei zahlreichen Formen gänzlich verschwunden sind. Eine Dorsalflosse findet sich noch deutlich entwickelt bei den Myliobatiden, verkümmert bei einigen Trygoniden (*Trygonoptera*, *Aetoplatea*); dagegen finden sich bei den einer typischen Dorsalflosse entbehrenden Formen bisweilen noch wohl entwickelte, mit Strahlen versehene dorso-ventrale Flossenkämme am Schwanz (*Urolophus*), welche bei anderen Trygoniden (*Hypolophus*, *Taeniura*, *Aetoplatea*) und älteren Myliobatiden (*Promyliobatis*) zu strahlenlosen Hautfalten verkümmern, oder ganz fehlen (*Urogymnus*, *Ellipesurus*). Aus der Organisation der Elasmobranchier können wir entnehmen, dass unpaare Flossen den Selachiern ursprünglich zukamen, ein Mangel derselben bei unseren Centrobatiden also als eine Rückbildung aufzufassen ist, welcher die Ausbildung von Flossen voranging. Ob nun die indifferenten Längsflossenkämme der Centrobatiden noch primäre, stets gewahrte Erbstücke oder Neubildungen sind, ist mit Sicherheit bis jetzt nicht zu sagen, aber das erstere ist jedenfalls wahrscheinlicher. Sicher ist, dass die unpaaren Längsfalten bei den Trygoniden in Rückbildung begriffen sind und sich innerhalb

der Gattung *Trygon* in allen Stadien der Verkümmerung befinden. Den einzelnen Phasen eines solchen unwesentlichen Rückbildungsprocesses einen besonderen systematischen Werth beizumessen, hat wohl keinen Zweck, und aus diesem Grund erscheint mir die weitere, allein darauf basirte Trennung von *Taeniura* und *Trygon* nicht zweckmässig.*) Ich habe sie daher im Folgenden fallen lassen, zumal die Entscheidung über dieses Merkmal bei fossilen Formen nur ausnahmsweise durchführbar wäre.

Das Hautskelet.

Bevor wir an die Besprechung des Axial- und Visceralskeletes der Centrobatiden herantreten, möchte ich die Differenzierungen des Hautskeletes behandeln, weil nur diese ermöglichen, das palaeontologische Material von Centrobatiden in vollem Umfange zu unseren Betrachtungen heranzuziehen.

Sämmtliche Zahnbildungen, also Zähne, Hautschuppen und Schwanzstacheln bestehen bei den Centrobatiden aus Vasodentin. Die letzteren treten dadurch in einen sehr bemerkenswerthen Gegensatz zu den Rajiden, deren Zahngebilde ausnahmslos aus Pulpodentin bestehen. Man hat diesem, schon mehrfach bemerkten Unterschiede, wie es scheint, keine besondere Bedeutung beigelegt, und doch liegt es auf der Hand, dass derartige structurelle Eigenthümlichkeiten eine tiefliegende phyletische Bedeutung haben müssen. Wie ich bereits oben und an anderer Stelle ausführlicher betonte**), kann ein hoher systematischer Werth nur solchen Eigenthümlichkeiten beigelegt werden, welche relativ constant sind und sich lange vererben. Solche werden in denjenigen Organen zu finden sein, welche durch den Wechsel der Lebensbedingungen am wenigsten beeinflusst werden. Diesen Anforderungen aber dürfte vielleicht kein Organsystem besser entsprechen als die Mikrostructur der Hartgebilde, auf welche die Lebensfunctionen und ihr Wechsel zum mindesten einen unendlich viel geringeren Einfluss ausüben müssen, als z. B. auf die den Körper formenden Bewegungs-, Ernährungs- und Sinnesorgane. Aus diesen Gründen scheint mir jenem Unterschiede im inneren Bau der Hartgebilde bei Rajiden und Centrobatiden ein hoher phylogenetischer Werth zuzukommen

In den meist kugelig gewölbten Zahnbildungen der Trygoniden divergieren die Vasa strauchförmig, während sie in den langausgezogenen Schwanzstacheln dichtgedrängt nebeneinander laufen. In den hohen, oben flach ab-

*) Auch A. Günther (Catalogue of the Fishes in the British Museum. London 1870. Vol. VIII. pag. 483) hatte schon auf den geringen Werth dieser Trennung hingewiesen.

**) Mikroskopische Untersuchungen im Gebiete der Palaeontologie. Neues Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palaeontologie. 1891. I. pag. 188.

geschnittenen Zähnen der Myliobatiden ist die Anordnung der Gefässe so ähnlich der in den Schwanzstacheln, dass die mittleren Theile beider auf Querschliffen kaum von einander zu unterscheiden sind. Im Längsschnitt erinnert der Bau solcher Zähne durchaus an den vieler palaeozoischer Pflasterzähne, was aber nicht besonders viel bedeuten kann, weil die Structur dieser Hartgebilde bei Selachiern eben nur diese Form oder die des Pulpodentins zeigt. Die weiteren Modificationen sind meistens durch die äussere Gestalt der betreffenden Hartgebilde bedingt.

Gehen wir zur Morphologie der einzelnen Theile des Hautskeletes über, so hat für den ganzen Formenkreis die höchste Bedeutung der Schwanzstachel. Die Schwanzstacheln der Centrobatiden sind eine so typische und auffällige Eigenthümlichkeit ihrer verschiedensten Vertreter, dass man sie als ein altes Erbstück dieser Phyle betrachten muss und darauf der Name derselben gegründet wurde. Sie fehlen nur einigen wenigen Arten, bei denen der Schwanz entweder überhaupt rückgebildet ist (*Dicerobatis* z. Th.) oder wo eine gleichartige Vertheilung der Hautbewaffnung sich einstellt (*Urogymnus asperrimus, Ellipesurus*). Dass diese Schwanzstacheln den dorsalen Flossenstacheln anderer Selachier nicht homolog, sondern als differenzierte Hautschuppen aufzufassen sind, habe ich bereits an anderer Stelle hervorgehoben.*) Da ich aber l. c. die jene Homologie beweisende Abbildung nicht gegeben habe, so hole ich dies hier in der Textfigur 21 nach. Dieselbe stellt den stacheltragenden Schwanzabschnitt von *Trygon brevicauda* dar. Die Abbildung ist nach einer Zeichnung hergestellt, welche ich mir im British Museum anfertigen durfte. Die Homologie des echten Centrobatiden-Stachels mit den vor ihm stehenden Schuppen ist aus deren allmählichem Übergang in einander ohne Weiteres ersichtlich.

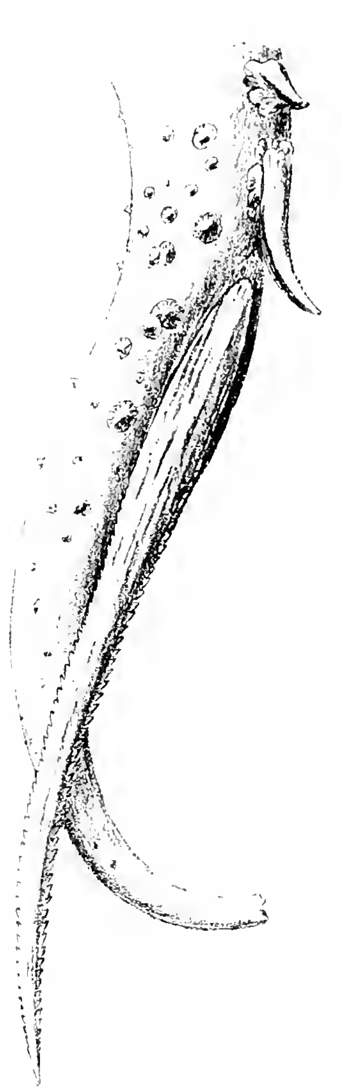


Fig. 21. Ein Abschnitt des Schwanzes von *Trygon brevicauda* Swainson, etwas um die Hälfte verkleinert. Orig. im British-Museum.

Die Stellung der Schwanzstacheln ist stets hinter der Dorsalflosse. Bei den älteren, bezw. weniger differenzierten Formen (*Trygon muricata*

*) Über fossile Ichthyodorulithen. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1890. pag. 125.

Promyliobatis Gazolae, Hypolophus sephen steht er weit entfernt von der Rumpfscheibe, bei den anderen rückt er nach vorn. Bei Formen, bei denen der Schwanz sehr verkürzt ist, wie bei *Urolophus,* ist dies natürlich nicht wunderbar; der Stachel nähert sich aber auch bei solchen Formen der Rumpfscheibe, bei denen eine derartige Veranlassung nicht vorliegt. Alle diese Stacheln sind ersatzfähig, wie die Hautschuppen, und zwar bildet sich ein neuer Stachel immer vor dem nächst älteren, dem er unmittelbar aufliegt. Bei den meisten Centrobatiden ist gewöhnlich nur ein ausgewachsener Stachel vorhanden, bei *Aetobatis* steigt aber ihre Zahl so, dass bei alten Individuen bisweilen 6 Stacheln unmittelbar hintereinander stehen. Die hintersten sind als die älteren dabei die breitesten und vorn an der Basis löffelförmig ausgehöhlt, da der vor ihnen stehende Stachel beim Wachsthum auf ihre Vorderseite drückt. Dadurch erhalten solche Stacheln auch eine charakteristische Oberflächenskulptur, indem die sonst längsverlaufenden Runzeln nach der Seite ausbiegen.

Da der Schwanzstachel der Centrobatiden nur eine modificierte Hautschuppe ist, erklärt es sich auch sehr einfach, warum der für sie sonst so ungemein charakteristische Stachel bei *Urogymnus* und *Ellipesurus* fehlt. Bei diesen hat sich eine gleichartige Bewaffnung, sei es auf der ganzen Oberseite, wie bei *Urogymnus,* oder auf dem proximalen Theile des Schwanzes, wie bei *Ellipesurus,* eingestellt und die Ausbildung besonderer Hartgebilde wie der Stacheln unterdrückt.

Die Gebisse der Centrobatiden zeigen so auffallende und in phylogenetischer Hinsicht so bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten, dass ein näheres Eingehen auf dieselben berechtigt erscheint, zumal diesen Verhältnissen noch wenig oder gar keine Beachtung geschenkt wurde.

Wenn wir uns der Morphologie der Gebisse zuwenden, so scheint es zweckmässig, von einer Form auszugehen, welche bisher nie beachtet wurde, welche aber in vergleichend anatomischer Hinsicht das grösste Interesse verdient, da sie fast genau in der Mitte der unter einander verwandten Formenkreise steht und dadurch die beste Brücke zwischen denselben bildet. Es ist das Gebiss von *Hypolophus sephen*, welcher von Müller und Henle als Subgenus von *Trygon* abgetrennt, von A. Günther wieder mit demselben vereinigt worden ist.

Zur Untersuchung lag mir nur ein Gebiss vollständig vor, jedoch konnte ich an mehreren ausgestopften, oder in Spiritus aufbewahrten Exemplaren des britischen und des berliner zoologischen Museums mich überzeugen, dass das mir vorliegende und Textfigur 22 abgebildete Gebiss das für diese Art durchaus normale ist. Da dasselbe von einem kleinen Individuum stammt, so habe

ich es etwa in dreifacher Grösse gezeichnet, um die Einzelheiten deutlicher wiedergeben zu können.

Da das Gebiss im Körper fast ganz von der Körperhaut bedeckt wird, und nur mit den vorgezogenen Symphysentheilen hervorragt, so entziehen sich die interessanten, inneren Seiten der Kiefer leicht der Beobachtung, und das Gebiss scheint von anderen Trygoniden-Gebissen nur durch die starke Vorbiegung der Symphysengegend unterschieden zu sein, ein Unterschied, den

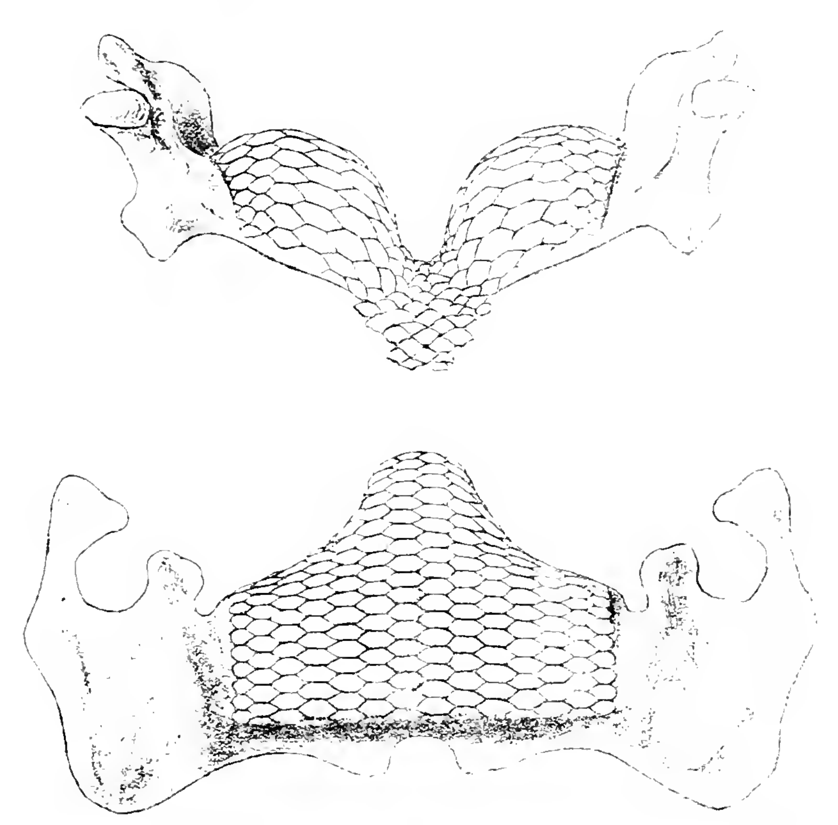


Fig. 22. Ober- und Unterkiefer von *Hypolophus sephen* M. & H. von innen gesehen in dreifacher Grösse. Original in Coll. Jaekel.

Günther l. c. auch bereits hervorhob. Schneidet man aber die Kiefer vollständig heraus, so sieht man die überraschende Art der Anordnung der Zähne. (Textfigur 22.)

Der Unterkiefer zeigt ein von innen nach aussen nur schwach gewölbtes Pflaster hexagonaler Zähne. Innen lässt dasselbe von einem Mundwinkel zum anderen, d. h. also in der Längsaxe des Kiefers, fast gar keine Wölbung erkennen; nur eine ganz flache, kaum merkliche Einsenkung entspricht auf der Innenseite des Kiefers der Symphyse, verflacht sich aber nach aussen vollständig. Nach den Seiten macht sich innen jederseits nur eine sehr geringe Depression bemerkbar, welche aber aussen dadurch beträchtlich

wird, dass der mittlere Theil des Kiefers an der Symphyse stark vorgezogen ist und eine schwache Aufbiegung nach oben erleidet, während die Seiten nach unten eingebogen sind.

Die Anordnung der Zähne ist folgende: In den mittleren Querreihen zähle ich 16 Zähne, in den äussersten seitlichen 11. Die Zahl der Zähne in den dazwischenliegenden Querreihen liegt zwischen diesen Grenzen. Eine unpaare Symphysenreihe ist nicht vorhanden, sondern zu beiden Seiten stehen 7 Reihen. Die Grösse der Zähne nimmt in denselben nach den Seiten des Kiefers an Grösse ab, derart, dass die äussersten etwa halb so gross sind als die mittleren.

Die Zähne der zweiten Reihen jederseits sind ein wenig grösser als die der beiden ersten neben der Symphyse gelegenen. Die grössten Zähne sind etwas mehr in die Länge gezogen als die kleineren, äusseren; alle sind regelmässig hexagonal, nur die äussersten sind an der Aussenseite gerundet. Sämmtliche Zähne je zweier benachbarter Querreihen greifen alternirend ineinander. Ihre Oberfläche ist eben, zeigt aber eine schwache Rauhigkeit. In der allgemeinen Form stimmen sie mit Myliobatiden-Zähnen überein. Sie stehen ebenso dicht wie diese und sind ebenso befestigt, nur dass auch bei den längsten Zähnen stets zwei Wurzelhörnchen vorhanden sind, wie bei den anderen Trygoniden, während bei Myliobatiden nur die kleinen Seitenzähne bisweilen eine zweitheilige Wurzel, die langen Mittelzähne aber stets sehr zahlreiche Wurzelleisten besitzen.

Der Oberkiefer ist von dem soeben beschriebenen Unterkiefer in einem Maasse verschieden, wie ich es bei anderen Selachiern nie beobachtet habe. Die beiden Kieferäste convergiren unter einem Winkel von etwa 120°, so dass die beiderseitigen gewölbten Zahnpflaster den Einbiegungen entsprechen, welche die Aussenseite des Unterkiefers aufweist.

Das Zahnpflaster des Oberkiefers ist denen eines ausgewachsenen *Heterodontus* sehr ähnlich. Auf den von innen nach aussen und von hinten nach vorn halbkugelig gewölbten Seiten sitzen die grossen *Rhinoptera*-artigen Zähne, während zwischen ihnen kleine, rhombische Zähne die tiefe Grube an der Symphyse bedecken. Auf den stark gewölbten Seiten schieben sich die Zähne nicht rechtwinkelig zur Längsaxe der Kieferäste nach aussen, sondern etwa unter 30° schräg nach vorn. Die Zahl der Zähne in einer Querreihe beträgt 9—11. Auf den gewölbten Seiten stehen jederseits 6 Reihen grösserer Zähne; in der Symphysengrube zähle ich 6 bis 8 Querreihen kleiner Zähne, welche zusammen noch nicht die Hälfte der Breite einnehmen wie jene. Eine unpaare Symphysenreihe fehlt hier ebenso wie im Unterkiefer. Den je 7 Querreihen eines Unterkieferastes stehen also hier 9 bis 10 gegenüber. Die Form der Zähne ist im Gegensatz zu dem Unterkiefer untereinander auffallend

verschieden und zeigt, wie wir später noch sehen werden, alle Übergänge zwischen typischen Myliobatiden- und echten Trygoniden-Zähnen. Die grössten Seitenzähne stehen in der 6. Reihe (von der Symphyse aus), von da nehmen sie nach vorn und den Seiten an Grösse ab. Sie sind erheblich grösser als die grössten des Unterkiefers, hexagonal und stimmen in allen übrigen Punkten mit den Zähnen des Unterkiefers überein. Die vorderen, kleinen Zähne mit rhombischer Oberfläche sind untereinander ziemlich gleich, doch so, dass die der 3. oder 4. Reihe einen Übergang zu den grösseren Seitenzähnen bilden. Ihre Form entspricht durchaus Trygoniden-Zähnen, indem die Obertläche einen Längskamm und vor demselben eine flache Grube aufweist, indem ferner die von dem nächst jüngeren Zahn bedeckte Hinterseite der Krone zwei durch eine Kante getrennte, glatte Seitenfelder zeigt und schliesslich die Wurzel zwei kleine, gerundete, etwas divergirende Hörnchen besitzt.

Um das Besprochene noch einmal kurz zusammenzufassen, besteht also die merkwürdigste Eigenthümlichkeit des Gebisses von *Hypolophus sephen* darin, dass der Oberkiefer und seine Bezahnung ähnlich der von *Heterodontus* und *Asteracanthus* ist, und dass die Bezahnung des Unterkiefers nicht mehr in zwei divergierende Zahnpflaster getheilt ist, sondern dass sich auf den verbreiterten Kieferästen ein einheitliches, ununterbrochenes Zahnpflaster entwickelt. Die Bezahnungen beider Kiefer sind also in verschiedenen Richtungen differenziert, und dass wir diejenige des Unterkiefers als die weiter resp. später differenzierte zu betrachten haben, kann keinem Zweifel unterliegen. Nur durch eine Einbiegung der Aussenseiten kann dieses Zahnptlaster noch seine Function des Kauens mit dem *Heterodontus*-artigen Oberkiefer verrichten, während sich die Innenseite des Pflasters nicht mehr zur Erfüllung dieser Function eignet.

Hypolophus sephen leitet so zu den Gebissformen von Trygoniden und Myliobatiden zugleich über.

Unter den Trygoniden finden wir bei *Taeniura* Formen, die in ihrem Oberkiefer noch Merkmale des cestracionidenartigen Oberkiefers von *Hypolophus* aufweisen. Wie ich mich an einem Exemplar des British Museum überzeugte, kommen hier bisweilen im Oberkiefer noch grössere Zähne auf der Mitte jedes Kieferastes vor, während im Unterkiefer die sämmtlichen Zähne gleichartig geworden sind. Da *Taeniura*, wie oben bemerkt, den älteren Typus von *Trygon* repräsentiert, so ist es verständlich, dass dieselbe auch in dieser Hinsicht noch Merkmale aufweist, die den jüngeren Trygoniden fast gänzlich verloren gegangen sind.

An das Gebiss von *Hypolophus sephen* schliessen sich ausserordentlich nahe eine Anzahl von Zähnen an, welche W. Dames unter dem Gattungsnamen

Rhombodus aus der obersten Kreide von Mastricht beschrieb.*) Ich habe einige derselben noch einmal abgebildet. Da ihre äussere Form bereits genau von Dames beschrieben wurde, kann ich mich auf die Hervorhebung einiger Punkte beschränken. Die Krone zeigt eine ebene, oder nur ganz flach gewölbte Oberseite, welche einen rhombischen, oder hexagonalen Umriss besitzt. Bei den grossen Zähnen tritt der rhombische Umriss am deutlichsten hervor, und zugleich ist der Zahn etwas schief, indem die kurze Querdiagonale die längere Längsdiagonale unter schiefem Winkel schneidet und so die Form eines Rhomboids entsteht. Bei den kleineren Zähnen sind die spitzen Enden des Rhombus quer abgestutzt, bei dem kleinsten, Textfigur 23 rechts abgebildeten Zahn soweit abgeschnitten, dass die 6 Seiten des Umrisses ungefähr gleich sind, die Querdiagonale aber länger wird als die Länge der Krone. Die Seiten der Krone sind tief von unten nach oben gefurcht; die zwischen den Furchen entstehenden Runzeln vergabeln sich nach oben, indem sie zugleich flacher werden. Die Krone ist über die Wurzel etwas nach aussen vorgeschoben, und es bildet sich an der Aussenseite über der Basis der Krone ein Wulst, dem auf der Innenseite zur Artikulation mit den zwei dahinter stehenden Zähnen eine Furche entspricht. Die Krone ist bei den kleinen Zähnen viel stärker über die Wurzel vorgezogen als bei den grossen; auch ist ihre Höhe im Verhältnis zu dem Umriss beträchtlicher.

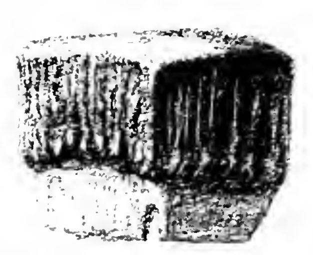


Fig. 23. Ein grosser Seitenzahn und ein kleiner Vorderzahn von *Rhombodus Binkhorsti* Dames aus dem Senon von Mastricht in dreifacher Grösse. Originale im Museum für Naturkunde zu Berlin.

Die Wurzel unterliegt in ihrer Form nur geringen Schwankungen. Sie entspricht in dem Umriss dem der Krone, ist aber fast um die Hälfte kleiner. In der Querdiagonale ist sie durch eine Furche getheilt, so dass bei den rhombischen Zähnen die Unterseite zwei ungefähr gleichseitige Dreiecke zeigt. Die Tiefe des Einschnitts beträgt etwa die halbe Höhe der Wurzel. Da letztere bei den kleinen Zähnen verhältnismässig hoch ist, so ist auch der Einschnitt tiefer, und die Wurzel zeigt zwei ausgeprägte Wurzelzapfen.

Aus Obigem ergiebt sich, dass die Zähne von *Rhombodus* in ihrer Form denen von *Hypolophus sephen* sehr nahe stehen. Ebenso wie diese stehen sie in der Mitte zwischen Trygoniden und Myliobatiden. Mit beiden haben sie den Umriss der Krone, deren Vorschiebung über die kleine, einwärts gebogene Wurzel, die Aus- bezw. Einbiegung an der Aussen- und Innenseite

*) Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1881. pag. 1.

gemein. Den Trygoniden stehen sie hinsichtlich der zweitheiligen Wurzel näher, während sie zu den Myliobatiden durch die Furchung der Seiten und die ebene Oberfläche der Krone einen Übergang bilden.

Wenn auch auf Grund der wenigen isolierten Zähne eine Reconstruction des ganzen Gebisses von *Rhombodus* unmöglich ist, so lassen sich doch einige Schlüsse auf die Form desselben aus der Verschiedenartigkeit der vorliegenden Zähne herleiten. Die hohen Wurzeln und die starke Vorbiegung der kleinen Zähne, welche man dieserhalb nur als Vorderzähne betrachten kann, deuten darauf hin, dass die Symphyse wenigstens eines Kiefers ziemlich stark vorgezogen war, die beiden Kieferäste also unter einem Winkel, etwa wie bei dem Oberkiefer von *Hypolophus sephen*, zusammenstiessen. Nur aus der Stellung in einer Symphysengrube wird die Form der kleineren, oben abgebildeten Zähne verständlich, während es andererseits keinem Zweifel unterliegt, dass die grossen rhombischen Zähne mit breiter, niedriger Wurzel auf einer breiten und schwach gewölbten Fläche, d. h. auf den Seiten der Kiefer gestanden haben, so wie wir dies bei den grossen Zähnen von *Hypolophus sephen* fanden. Daraus, dass jene grossen Zähne nicht symmetrisch, wie bei Myliobatiden, sondern, wie wir sahen, stets schief sind, ergiebt sich, dass die Querreihen, in denen sich diese Zähne vorschoben, noch etwas schräg nach vorn gerichtet waren, als Beweis dafür, dass die Kiefer an der Symphyse vorgebogen waren.

Ob beide, oder nur ein Kiefer, wie bei *Hypolophus sephen*, eine derartige Form hatten, muss dahingestellt bleiben, doch scheint mir der Umstand, dass neben den grossen, rhomboidischen, also schiefen Zähnen auch ebenso grosse, rhombische, also symmetrische Zähne vorliegen, dafür zu sprechen, dass der andere — nach der Analogie von *Hypolophus* der Unterkiefer — jene Vorbiegung nicht zeigte und deshalb symmetrische Zähne wie alle Myliobatiden besass. Dass die Zähne in beiden Kiefern ein fest zusammenhängendes, ziemlich ebenes Pflaster bildeten, kann bei ihrer ebenen Oberseite und den eng ineinander greifenden Runzeln an den Seiten nicht zweifelhaft sein.

Da die besprochene Art aus der oberen Kreide stammt, ist sie die älteste Gebissform, welche Myliobatiden-Charaktere zeigt. Ich bemerke hierbei, dass das naturhistorische Museum in Brüssel auch einen aus den gleichen Schichten stammenden typischen Centrobatiden-Stachel besitzt.

Wenngleich das Gebiss in der Familie der Myliobatiden einen sehr konstanten Typus aufweist, indem die allgemeine Form der Zahnpflaster sowohl, wie der einzelnen Zähne sich ziemlich gleich bleibt, ist doch die

Mannigfaltigkeit in der speciellen Form der Zähne und deren Anordnung innerhalb der Zahnpflaster eine nicht unbeträchtliche. — An die Art der Bezahnung, wie wir sie im Unterkiefer bei *Hypolophus sephen* gefunden haben, schliesst sich die von *Rhinoptera polygodon* GÜNTHER unmittelbar an. Die Form und Anordnung der Zähne des Unterkiefers ist genau die gleiche bei letzterer Form, nur die Wölbung des Pflasters ist gleichmässiger und etwas stärker, die Zahl der ebenfalls paarigen Querreihen ist jederseits um 2 grösser, und die Seiten sind nicht eingebogen, wohl aber ist das Pflaster an der Symphyse vorgewölbt, wenn auch nicht in dem Maasse wie bei *Hypolophus sephen*. Während *Rhinoptera polygodon* in der Zahl der Querreihen im Hinblick auf die Reduktion, die dieselben bei den übrigen Myliobatiden erfahren, eine niederere Stufe einnimmt als *Hypolophus sephen*, weist der Unterkiefer in allen übrigen Punkten eine höhere Differenzierung als diese auf und zwar in der Richtung, welche wir bei den Myliobatiden finden. Die mittlere Symphysenfurche, die auf der Innenseite bei *Hypolophus sephen* noch angedeutet war, ist ebenso verschwunden wie die vordere Einbiegung der Flanken bei letzteren, welche sich noch der abweichenden Bezahnung des Oberkiefers anpassen musste.

Der wesentliche Unterschied bezw. Fortschritt, den wir bei *Rhinoptera polygodon* finden, beruht in der Form des Oberkiefers, welcher sich hier der Umgestaltung des Unterkiefers bereits angepasst hat. Wir sahen, dass *Hypolophus sephen* im Oberkiefer nur in der Symphysengrube abweichende Zähne hatte, dass dagegen die grossen, seitlichen Zähne in ihrer Form und Anordnung durchaus mit denen des Unterkiefers übereinstimmten. Bei *Rhinoptera polygodon* sind die kleinen, abweichenden Vorderzähne ganz verschwunden, alle Zähne besitzen vollständig den gleichen (Myliobatiden-) Charakter. Das Zahnpflaster ist nach den Mundwinkeln zu ganz gleichmässig gewölbt wie im Unterkiefer, doch verräth eine nicht unbeträchtliche Einbiegung des Zahnpflasters an der Innenseite die Beziehung zu dem stark nach vorn eingebogenen Oberkiefer von *Hypolophus sephen*. Auch die stärkere Wölbung von innen nach aussen theilt sie mit jener Form. Eine unpaarige Mittelreihe von Zähnen bezeichnet ebenfalls einen Fortschritt, aber darin, dass dieselbe noch gar nicht hervortritt, indem sie nicht genau median steht, und die Zähne derselben an Grösse noch hinter den seitlichen zurückbleiben, erinnert die Form noch an den ursprünglicheren Typus. *Rhinoptera polygodon* ist zunächst nur aus dem einen von GÜNTHER abgebildeten*) Gebiss bekannt. Hoffentlich wird die Auffindung des vollständigen Thieres nicht mehr lange auf sich warten lassen und dann auch die Frage zur Entscheidung bringen, ob man die vorliegende Art bei der Gattung *Rhinoptera* belassen kann, oder

*) A. GÜNTHER: Catalogue of the Fishes in the British Museum. London 1870. Vol. VIII. pag. 495.

dieselbe, was mir nach den phylogenetischen Beziehungen des Gebisses zweckmässig erscheinen möchte, in eine besondere Gattung stellen muss.

In ungezwungenster Weise schliessen sich an die besprochene Form diejenigen Gebisse an, welche wir bei den echten Arten der Gattung *Rhinoptera* (*Zygobates* Ag.) finden. Hier ist die Reduction der Querreihen bedeutend weiter vorgeschritten, indem die Zähne der mittleren Querreihen sich auf Kosten der übrigen erheblich verlängern. Die allgemeine Form der Zähne ändert sich dabei aber nicht, nur dass sich die Zahl der Wurzelleisten vermehrt und sich dabei der Charakter von abgerundeten Wurzelhörnchen ganz verliert. Die kurzen Zähne der seitlichen Reihen schliessen sich aber den Zähnen der bisher besprochenen Arten vollständig an. Auch innerhalb der typischen Arten von *Rhinoptera* lassen sich noch verschiedene Stadien einer Concentration der Querreihen der Zähne verfolgen.

Von A. Smith Woodward*) wurde bereits ein abnormes Gebiss von *Rhinoptera Jussieui* Owen abgebildet, bei welchem auf einer Seite die langen Zahnleisten in kleinere Zähne aufgelöst sind. Wenngleich es vielleicht nicht ganz ausgeschlossen ist, dass dasselbe durch eine äussere Verletzung zu einer derartigen Abnormität gelangt ist, liegt doch wohl die Annahme nahe, dass hier ein Atavismus, ein Rückschlag zu der ursprünglicheren Gebissform vorliegt, wie wir sie bei *Rhinoptera polyodon* antrafen.

Die Gattung *Myliobatis* bildete stets durch ihren Arten- und Individuenreichthum den Mittelpunkt und eigentlichen Typus der Familie. Es wird daher zweckmässig sein, hier einige Bemerkungen über den Bau der einzelnen Zähne, sowie die Form, Funktion und Wechsel des Gebisses nachzuholen, um deren Beziehungen zu den weniger differenzierten Typen zu besprechen und die extremen Formen der Entwicklung auf jene einfacheren zurückzuführen.

Die Zähne aller Myliobatiden stimmen darin überein, dass die Krone eine ebene Oberseite aufweist und alle Zähne mit ihren oberen Rändern eng aneinander liegen, dass ferner die Krone nach aussen über die Wurzel vorragt und sich eine vorragende Längsleiste an der Aussenseite der Krone in einen entsprechenden Falz auf der Innenseite des nächst älteren Zahnes legt, und schliesslich die Wurzel mehrere nach innen überstehende Querleisten aufweist. Als besondere Merkmale treten bei der Gattung *Myliobatis* im engeren Sinne noch hinzu, dass die Zähne der mittleren Querreihe sich sehr ver-

*) A. Smith Woodward: Note on an Abnormal Specimen of the Dentition of Rhinoptera. Annals and Magazine of Natural-History. April 1888. pag. 281.

längern, aber dabei gestreckt bleiben und die Zähne der seitlichen Querreihen kurz rhombisch oder hexagonal sind.

Während sich nun bei *Myliobatis* das Gebiss so in die Quere zieht, dass bei einigen Arten die mittleren Zahnleisten in der Symphyse sogar einwärts gebogen sind, wird für die Gattung *Aetobatis* das Umgekehrte charakteristisch. Während das Oberkiefergebiss allerdings auch hier seinen Myliobatidencharakter bewahrt, streckt sich die untere Zahnplatte wie eine Schaufel vor, indem sich die einzelnen Zahnleisten scharf in der Symphyse vorbiegen. Dass dieser bei Selachiern primäre Zustand hier von vornherein besteht, werden wir bei Betrachtung der ontogenetischen Entwicklung der Gebisse kennen lernen. *Aetobatis* scheint erst im Miocän aufzutreten. Auch darin erweist sich *Aetobatis* als die extremste Form dieser Entwicklungsreihe, dass die Seitenzähne sowohl im Ober- wie im Unterkiefer vollkommen verschwunden sind, die Verschmelzung in den Längsreihen also am Ziel dieser Differenzierung angelangt ist.

Aus der vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Myliobatidengebisse ergab sich, dass die sonderbaren und scheinbar von allen anderen ganz abweichenden Gebissformen durch alle Uebergänge mit einfacheren verknüpft sind. Liegt daraufhin die Folgerung nahe, dass die ersteren auf die letzteren entwicklungsgeschichtlich zurückzuführen sind, so bringt die ontogenetische Entwicklung der Myliobatidengebisse einen sehr interessanten Beleg für diese Annahme.

Durch das gütige Entgegenkommen des Herrn Dr. Günther in London war es mir möglich, eine grosse Zahl junger Myliobatiden, die im British Museum in Alkohol aufbewahrt werden, zu untersuchen.

Ich habe nebenstehend das jüngste von mir beobachtete Unterkiefergebiss abgebildet. Dasselbe zeigt folgende Anordnung der Zähne. Vorn stehen als erste Zähne jederseits 3, ein medianer Zahn ist nicht vorhanden und auch niemals vorhanden gewesen, da sonst noch eine Spur davon sichtbar gewesen sein müsste. Der linke Vorderzahn, den ich punktirt eingezeichnet habe, war bereits ausgefallen, aber seine Narbe im Umriss ganz deutlich erkennbar. Diese erste Zahnreihe war also symmetrisch angelegt. In der zweiten drängt sich bereits ein unpaarer medianer Zahn in den Zwischenraum der beiden vordersten, und während in der ersten Reihe die Zähne fast unter einem rechten Winkel vorgezogen sind, wird dieser Winkel in der zweiten Reihe schon viel geringer. In der dritten Reihe wird der mediane Zahn erheblich grösser als seine Nachbaren, und zugleich drängen sich die einzelnen Zähne dichter aneinander und werden

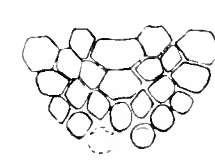


Fig. 24. Die Gebissanlage des Unterkiefers eines jungen *Myliobatis aquila* in etwa fünffacher Vergrösserung von aussen betrachtet. Original im British Museum.

dadurch sechseckig, während die der vorderen Reihen gerundet waren. Auch die Vorbiegung an der Symphyse ist hier noch geringer. Von der vierten Reihe sind nur der bedeutend verbreitete Mittelzahn und zwei Seitenzähne vorhanden, deren Form und Stellung aber die ebenso regelmässige, wie allmähliche Neubildung des Gebisses in ein echtes Myliobatiden-Zahnpflaster erkennen lassen.

Ein etwas älteres Gebiss stellt Textfigur 25 dar. Die erste, paarig angelegte Zahnreihe ist weder im Ober- noch im Unterkiefer erhalten, dafür aber zeigt dieses Gebiss die weiteren Stadien der Entwicklung und zugleich, wie viele andere, von mir beobachtete Exemplare, dass die Anordnung der Zähne durchaus die gleiche ist wie bei dem zuerst beschriebenen Gebiss. Namentlich sieht man, dass die älteren, äussersten Längsreihen stärker vorgebogen sind als die jüngeren, neu sich bildenden.

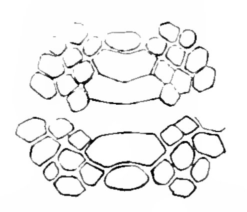


Fig. 25. Ober- und Unterkiefergebiss eines jungen *Myliobatis* in etwa vierfacher Vergrösserung von aussen betrachtet. Original im British Museum.

Die älteste Bezahnung, die ich bei jungen Exemplaren von *Aetobatis narinari* beobachtete, habe ich Textfigur 26 dargestellt. Am Oberkiefer, der ja auch später stets den Myliobatidentypus beibehält, ist deren Entwicklung noch gut zu verfolgen. Die älteste oberste Reihe besteht aus zwei symmetrisch angeordneten, länglichen, gerundeten Zähnen, denen sich seitlich noch 2 (resp. 1) kleine, gerundete, Zähnchen anschliessen. Schon in der zweiten Reihe ist der ursprüngliche Typus ganz verloren, nur dass sich noch ein sehr kleiner Nebenzahn findet, welcher seiner Stellung nach der zweiten Längsreihe angehören dürfte. In der dritten Reihe ist auch dieses palingenetische Merkmal verschwunden, und ein an Länge schon beträchtlich zunehmender Zahn bildet allein die dritte Zahnreihe und so schon die für *Aetobatis* charakteristische Bezahnung, welche der Unterkiefer von Anfang an zeigt.

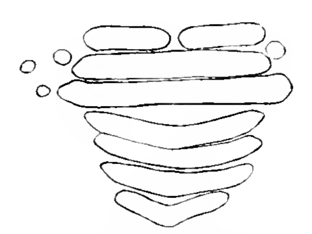


Fig. 26. Gebiss eines jungen *Aetobatis narinari* in etwa sechsfacher Vergrösserung von aussen betrachtet. Original im British Museum.

Nachdem wir die eigenthümliche Gebissform der Myliobatiden Schritt für Schritt auf ältere, einfachere Typen wie *Hypolophus* und *Rhombodus* zurückgeführt haben, entsteht die Frage, ob sich von den letzteren auch die Gebissformen der Trygoniden ableiten lassen. Dieselben zeigen ja in ihrer Bezahnung relativ einfache Verhältnisse, welche sich von dem normalen Selachiertypus nicht allzuweit entfernen, und welche in analoger

Weise auch in anderen Formenkreisen, bei *Mustelus*, *Pristis*, *Raja* und anderen wiederkehren. Die massgebenden Punkte werden also in den charakteristischen Eigenschaften der Zähne selbst zu suchen sein. Dieselben liegen, wie schon oben betont wurde, erstens im histologischen Bau, zweitens in der Oberflächensculptur der Krone und drittens in der Form und Stellung der Wurzelzapfen.

Finden wir als erste eine Form, welche die Trygonidencharaktere besitzt und dabei einen Uebergang zu Formen wie *Hypolophus* und *Rhombodus* bildet, so wird auch in dieser Hinsicht der Zusammenhang der Trygoniden und Myliobatiden unanfechtbar sein.

Eine gewisse Annäherung an die Oberkiefer-Bezahnung von *Hypolophus* fanden wir bereits bei *Taeniura*, es giebt aber noch eine fossile Form aus der oberen Kreide, welche, wie ich glaube, hier alle Lücken ausfüllt. Es ist diejenige Form, welche Reuss*) unter dem Namen *Ptychodus triangularis* aus der cenomanen Kreide von Kosstitz und Borzen in Böhmen beschrieb. Der genannte Autor sagte bereits in seiner sehr ausführlichen Beschreibung, dass die Zähne dieser Species in ihrer Form von allen anderen *Ptychodus*-Zähnen erheblich abweichen, nahm aber doch kein Bedenken die Form jener Gattung zuzurechnen. A. Fritsch**) nennt die Form ohne nähere Angabe *Acrodus triangularis* Geinitz und sagt zu ihrer Beschreibung: „Betrachtet man das Gebiss eines recenten *Cestracion*, so wird man überzeugt, dass diese dreieckigen *Acrodus*-Zähne wohl aus dem vorderen Theile der Kiefer eines *Ptychodus* sein können.“ Warum die Betrachtung eines *Cestracion*-Gebisses — gemeint ist der lebende *Heterodontus* — dazu zwingt, *Acrodus*-Zähne für Zähne von *Ptychodus* zu halten, ist mir nicht verständlich geworden. A. Smith Woodward***) citiert diese Zähne wieder bei *Ptychodus*, aber mit dem Zusatz „very doubtfully placed in this genus“.

Was in diesen Zähnen an *Ptychodus* erinnert, ist der allgemeine Habitus der Krone und Wurzel. Die erste zeigt auf ihrer stark emaillirten Oberseite kräftige Runzeln, von denen namentlich eine bis drei besonders kräftig sind und, wie bei normalen Arten von *Ptychodus*, in der Längsaxe der Kiefer verlaufen. Auch die kleinen, radial gestellten Runzeln an der Basis der Krone sind vorhanden. Die Wurzel tritt scharf gegen die Krone zurück und bildet eckige Sockel.

*) Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. 1845. Theil I, pag. 2, Taf. II, Fig. 14—19.

**) Reptilien und Fische der böhmischen Kreideformation. Prag 1878, pag. 16, Textfigur 38.

***) Catalogue of the fossil Fishes of the British Museum. Part. I. London 1889, pag. 152.

Von *Ptychodus* unterschieden ist diese Form aber durch zwei wichtige und sofort aus den Abbildungen (Textfigur 27) ersichtlichen Unterschiede. Erstens ist die Wurzel kein einheitlich quadratischer Sockel, sondern dieser ist durch eine mediane Querfurche in zwei ungefähr gleichseitige Dreiecke getheilt. Zweitens ist die Krone nicht quadratisch in ihrem Umriss, sondern nach den Seiten so verlängert und zugespitzt, dass die Zähne benachbarter Querreihen alternierend wie bei einem echten Rochengebiss ineinander greifen mussten, was bei *Ptychodus* bekanntlich nicht der Fall war. Es musste also auch der Habitus des Gebisses ein wesentlich anderer sein als bei *Ptychodus*. In den zuletzt genannten Eigenschaften erinnert die Form an *Rhombodus* sowohl, wie an Trygonidenzähne, aber von den ersteren, sowie allen Myliobatidenzähnen unterscheidet sich dieser Typus durch seine stark gewölbte, mit kräftigen Runzeln versehene Krone. Diese letztere theilen dagegen mit ihr die Trygonidenzähne, welche auch ebenso wie die von Trygon im histologischen Bau am besten mit unserer Form übereinstimmen. Ähnliche Runzeln finden sich auch bei *Rhynchobatus ancylostoma*, aber deren Zähne sind sonst ganz abweichend gebaut. Vergleichen wir nun diese Zähne etwas genauer mit denen der Trygoniden, z. B. mit den nachstehend abgebildeten von *Trygon thalassia fossilis*, so finden wir auch noch in anderen Punkten auffällige Beziehungen zwischen beiden, so prägt sich namentlich die median vorspringende glatte Innenecke sehr deutlich aus, auch die halsartige Einschnürung der Wurzel unter der Krone macht sich deutlich bemerkbar. Wenn aber nach Alledem über die Verwandtschaft unserer Form mit den Trygoniden kaum ein Zweifel bestehen kann, so zeigt dieselbe doch immerhin noch sehr augenfällige Eigenthümlichkeiten gegenüber den Trygoniden, so namentlich die breiten sockelartigen Füsse, welche wir auch bei der Stammform der Myliobatiden antrafen und mit einer gewissen Neigung zu einer Zweitheiligkeit bereits bei *Asteracanthus* vorfinden. In diesen, wie in den meisten anderen Merkmalen ist der Trygonidentypus eben nur angedeutet, aber gerade dadurch documentiert sich dieselbe am besten als Stammform dieser Familie. Sie nimmt hier fast in jeder Hinsicht dieselbe Stelle ein, wie *Rhombodus* für die Myliobatiden. Wegen ihrer Bezie-

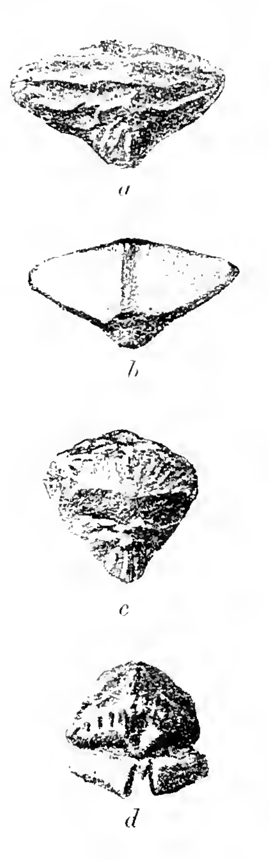


Fig. 27. Zähne von *Ptychotrygon triangularis* Reuss sp. aus dem unteren Pläner von Borzen bei Bilin. a ein grösserer Seitenzahn von oben, b derselbe von unten, c ein kleinerer Vorderzahn von oben, d derselbe von innen. Original im k. k. naturhistorischen Hofmuseum in Wien.

hungen zu *Ptychodus* nenne ich die für derartige Zähne neu zu errichtende Gattung *Ptychotrygon*, durch welchen Namen zugleich auf die auffällig starke Entwicklung der Falten auf der Krone hingedeutet wird. Der Name der Art würde demnach *Ptychotrygon triangularis* Reuss sp. zu lauten haben.

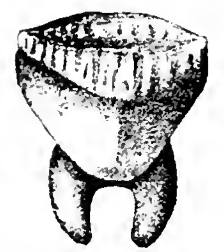




Fig. 28. Ein Zahn von *Trygon thalassia fossilis* Jaekel aus der miocänen Meeresmolasse von Baltringen in Württemberg, links von innen, rechts von der Seite gesehen. Orig. Coll. Jaekel.

Die Zähne der jüngeren typischen Trygoniden variiren zwar nicht unerheblich bei den verschiedenen Formen, wie schon aus der Besprechung von *Hypolophus sephen* hervorging, namentlich auch in der Grösse, sodass ganz kleine oder junge Individuen oft Zähne von sehr vereinfachter Form besitzen. Als Typus für grössere, normale Trygoniden-Zähne können die nebenstehend abgebildeten von *Trygon thalassia fossilis**) gelten, welche von Probst irrthümlich zur Gattung *Raja* gestellt worden waren. Dieselben zeigen die Form und Skulptur der Krone, sowie die Gestalt und Stellung der schlanken Wurzelzapfen sehr deutlich.

Im Folgenden fasse ich das über das Gebiss der Centrobatiden Gesagte in phylogenetischer Hinsicht zusammen.

Die Kiefer sind ursprünglich in der Symphyse vorgezogen. Primär findet sich dieser Zustand besonders deutlich bei *Hypolophus sephen*, wo der Oberkiefer noch durchaus den Typus von *Asteracanthus* trägt.

Die Form der Zähne ist ursprünglich folgende. Die Wurzel besitzt zwei deutlich geschiedene Zapfen und ist von der Krone scharf abgesetzt. Die Krone ist im Umriss rhombisch bezw. polygonal, weil die Zähne der Querreihen fest ineinander greifen und so ein eng gedrängtes Pflaster bilden. Ihre Oberfläche ist ursprünglich gewölbt, mit Rauhigkeiten versehen, unter denen ein Längskamm dominirt. Diesen Typus erhalten sich alle Trygoniden, nur spitzt sich bei einigen die Längskante in der Mitte der Zähne etwas zu und giebt einzelnen Zähnen geradezu eine spitze *Raja*-ähnliche Form.**)

*) Jaekel: Über tertiäre Trygoniden. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft. Band 42. 1890. pag. 365.

**) Hierauf beruht, wie ich mich an den Original-Exemplaren überzeugen konnte, die Sonderstellung, welche Cope und Marsh dem Trygoniden aus dem Mittel-Eocän von Twin Creek in Wyoming gegeben haben. Cope beschreibt ihn als einen Trygoniden mit den Zähnen von *Raja* und nennt ihn *Xiphotrygon*, Marsh hatte dasselbe Thier in eine nicht näher definierte Gattung *Heliobatis* gestellt und nannte es *Heliobatis radians*. Die genannte

Bei den Myliobatiden wird die Oberfläche sehr bald (*Rhombodus* aus der obersten Kreide) flach abgeplattet, sodass die Zähne eine ebene Reibefläche bilden. Bald darauf stellt sich bei diesen die Tendenz ein, durch Verschmelzung nebeneinander stehender Zähne längere*) Zähne zu bilden. Den Ausgangspunkt bilden hier die Gebisse bezw. die Zähne von *Hypolophus*, *Rhombodus*, *Rhinoptera polyodon*, ein weiteres Stadium zeigen die übrigen Arten von *Rhinoptera*; bei *Myliobatis* sind zwar die Zähne in früher Jugend noch klein und paarig entwickelt, später aber finden sich neben einer medianen Querreihe sehr langgestreckter Zähne nur kleine Nebenzähne, welche schliesslich bei *Aetobatis* auch mit den Mittelzähnen verschmelzen, sodass jede Längsreihe nur durch eine einheitliche Zahnleiste repräsentirt wird.

Eine Rückbildung der Zähne, deren Ausgangspunkt man wohl bei kleinzahnigen Rhinopteriden suchen muss, wird sehr auffallend bei *Dicerobatis* und *Ceratoptera*, deren Zähne nicht nur sehr klein und ausserordentlich zahlreich sind, sondern bei dieser Gelegenheit auch in der Form abschweifen. Am Weitesten entfernen sich hierbei vom ursprünglichen Typus die beiden Arten der Gattung *Ceratoptera*, bei denen die Zähne im Oberkiefer sogar ganz verschwinden.

Die Wurzeln der Zähne sind bei allen Centrobatiden scharf gegen die Krone abgesetzt und bestehen ursprünglich aus einem flachen, durch eine Medianfurche getheilten Sockel; von Myliobatiden zeigt dies noch stets *Rhombodus* aus dem Senon, die gleiche Form findet sich auf Seite der Trygoniden bei *Ptychotrygon* und *Hypolophus sephen*. Bei den übrigen Trygoniden werden aus den Hälften des ursprünglichen Sockels schlanke, gerundete Zapfen, bei den übrigen Myliobatiden sind diese Zapfen seitlich comprimirt, sodass sie zu Leisten werden, welche sogar mit denen der hinter ihnen stehenden Zähne zu einheitlichen, das ganze Gebiss von innen nach aussen durchziehenden Querleisten werden können (*Aetobatis*).

Das Gebiss ist keinem schnellen und, wie es z. B. bei den Kopfflossen scheint, fast zufälligen Wechsel unterworfen. Seine Eigenthümlichkeiten vererben sich lange und erhalten sich in der Ontogenie der einzelnen Formen noch bis in ziemlich vorgerückte Stadien. Das Gebiss von *Myliobatis* durchläuft ontogenetisch zuerst das Stadium von *Trygon*, dann das von *Rhinoptera* (*Zygobatis*); *Aetobatis* durchläuft als die weiter differenzirte Form zuerst das Stadium von *Rhinoptera* und danach das von *Myliobatis*. Andererseits gehen

Art gehört also unter die Gattung *Taeniura* bezw. *Trygon*. Vergl. die folgenden Beschreibungen.

*) E. D. Cope: American Naturalist. 1879 pag. 333.

— The Vertebrata of the Teriary Formations of the West. Book I. Report of the United States Geological Survey of the Territories. Vol. III. pag. 50. Taf. I. Fig. 1. 5.

O. C. Marsh: American Journal of Science [3]. 1877. Vol. XIV. pag. 256.

fast ausnahmslos mit den Differenzirungen des Gebisses auch andere Umgestaltungen der Organisation Hand in Hand, derart, dass man in der That berechtigt zu sein scheint, die Divergenzen im Bau des Gebisses als Maassstab für die Gesammtorganisation der einzelnen Formen zu verwerthen, oder — anders ausgedrückt — dasselbe als ausschlaggebendes Merkmal in der Systematik zu verwenden.

Indem wir die phyletische Entwicklung der Centrobatiden-Gebisse rückwärts verfolgen, werden wir in der oberen Kreide zu Formen geführt, welche dem cretaceischen Selachiergeschlechte *Ptychodus* so nahe stehen, dass sie z. Th. sogar dieser Gattung untergeordnet wurden. Indem uns die Morphologie und Histologie dieser Zähne von der Verwandtschaft des *Ptychodus* mit unserem Formenkreise überzeugte, so kommen wir auf diesem Wege zu dem gleichen Resultat, zu welchem A. Smith Woodward durch die Anordnung der Zähne bei *Ptychodus* gelangte. Derselbe schloss *Ptychodus* unmittelbar an die Myliobatiden an.*) Wenn ich im Hinblick auf die Gattung *Ptychotrygon* mehr geneigt sein würde, *Ptychodus* näher an die Trygoniden als an die Myliobatiden anzuschliessen, so möchte ich doch von einer solchen unmittelbaren Anreihung von *Ptychodus* unter die Centrobatiden Abstand nehmen. Vielmehr scheint mir *Ptychodus* einen aberranten Seitenzweig der Vorfahren der Centrobatiden zu bilden, und nicht in diesen Formenkreis selbst, geschweige denn in eine seiner Unterabtheilungen zu gehören. Die typischen Arten von *Ptychodus* zeigen in ihrer quadratischen Gestalt und ihren Längsfalten auf der Krone ganz extreme Verhältnisse, welche die selbstständige Abzweigung dieses Typus unzweifelhaft machen.

Suchen wir nun aber nach Formen, von denen sich die typischen Ptychodonten abgezweigt haben könnten, so springt sofort in die Augen der *Ptychodus Mortoni* Leidy welcher zwar sicher Gebissen angehörte, die ziemlich genau so wie die von *Ptychodus* gebaut gewesen sein dürften, aber die einzelnen Zähne von *Ptychodus Mortoni* unterscheiden sich fundamental von allen typischen *Ptychodus*-Arten durch ihre radiale Runzelung, welche sich vom Mittelpunkt der Krone aus vertheilt, ferner auch durch grössere Länge der Zähne, bei denen infolge dessen der quadratische Habitus sehr zurücktritt. Durch diese Eigenthümlichkeiten nähern sich diese Zähne ausserordentlich denen von *Asteracanthus* (= *Strophodus*), von denen einige, z. B. der von A. Smith Woodward in seinem Katalog I, Taf. XV. Fig. 13 als *Strophodus* sp. beschriebene, von unseren Zähnen kaum zu unterscheiden sind, sodass in Frage kommen kann, ob derselbe nicht bereits besser dem Formentypus des *Ptychodus Mortoni* zu unterstellen ist. Für diesen genannten und

*) Catalogue of the fossil Fishes of the British Museum Part I. London 1889.

durch *Ptychodus Mortoni* als Typus repräsentierten Formenkreis schlage ich vor, ein Subgenus von *Ptychodus* zu errichten, um dessen charakteristische Zwischenstellung zu fixieren und den Gattungsbegriff von *Ptychodus* wieder definieren zu können, indem man ihn auf die mehr quadratischen, durch Längsfalten gekennzeichneten Arten beschränkt. Als Name scheint mir hierfür *Hemiptychodus* geeignet.

Indem wir so auf Grund der Morphologie und Histologie der uns bisher allein bekannten Zähne dazu geführt werden, die ältesten Centrobatiden mit Formen wie *Ptychodus* und *Asteracanthus* (*Strophodus*) in unmittelbare Beziehung zu bringen, nähern wir dieselben demjenigen Formenkreis, den man bisher mit dem lebenden *Heterodontus* (*Cestracion*) vereinigt hatte und unter Hinzuziehung einiger palaeozoischer Formen als Cestracioniden bezeichnete. Es sind das also namentlich die Gattungen *Orodus* (*Campodus* dürfte davon schwerlich generisch zu trennen sein), *Helodus* z. Th., *Wodnika*, *Acrodus*, *Polyacrodus*, *Bdellodus*, *Asteracanthus* (*Strophodus*), *Hemiptychodus* und *Ptychodus*.

Man hat diesen Formen, die man nur ihren Gebissen und Stacheln nach genauer kennt, die Organisation des *Heterodontus* zugeschrieben, namentlich wohl auch deshalb, weil man einen vollständigen jurassischen Vertreter dieser Gattung für eine Art von *Acrodus* gehalten hatte. Dass letzterer und seine Verwandten ähnlich geformte Gebisse haben, wie der lebende *Heterodontus* (*Cestracion*), ist nicht zu leugnen, aber dagegen, dass jene Formen als die unmittelbaren Verwandten desselben betrachtet werden, sprechen eine Reihe triftiger Gründe. Wenn man den *Heterodontus* von *Acrodus* und *Asteracanthus*, die ihm am nächsten stehen würden, ableitet, so würde man seiner Ahnenreihe flache Mahlzähne zuschreiben. Bei der abgeschlossenen Entwicklung der Haiembryonen wäre es demnach unbedingt zu erwarten, dass ontogenetisch zuerst flache Mahlzähne bei *Heterodontus* auftreten und die spitzen Vorderzähne, die er im Gegensatz zu *Acrodus* und *Strophodus* hat, erst als sekundäre Erwerbung später erhält. Statt dessen sehen wir genau das Gegentheil. Junge, etwa 10—15 cm lange Individuen von *Heterodontus* zeigen nur vielspitzige Kammzähne, deren Spitzen sich nach den Winkeln der Kiefer nur wenig verflachen. Genau das Gleiche, nur noch in höherem Maasse, zeigt ein junges, vollständiges Exemplar des Solenhofener *Heterodontus falcifer* Wagner sp., dessen Zähne 8 und 9 scharfe Spitzen aufweisen. Bei einem wahrscheinlich ausgewachsenen Individuum von *Heterodontus canaliculatus* Egerton aus der weissen Kreide von Südengland*) zeigen die hinteren Zähne noch insofern einen Unterschied gegenüber denen der lebenden

*) Das Exemplar befindet sich im Museum zu Brighton.

Art als sie einen scharfen Kiel aufweisen und dadurch in der Form den kammförmigen Zähnen näher stehen.

Auf der anderen Seite kennt man aus dem unteren Lias von Lyme Regis und dem oberen Lias von Württemberg bereits typische Cestracioniden, deren spitzige Zähne und zum Theil mit Dentintuberkeln besetzte Flossenstacheln sogar schon in der oberen Trias bisher unter den Namen *Hybodus minor* bezw. *Nemacanthus* existieren. Wir können sonach die Ahnenreihe von *Heterodontus*, ohne irgend wesentliche Unterschiede zu bemerken, bis in die Trias zurück verfolgen. Die Gattungen *Ptychodus*, *Asteracanthus*, *Bdellodus* und der grössere Theil der Arten von *Acrodus* werden schon dadurch aus der directen Ahnenreihe von *Heterodontus* ausgeschlossen, und wenn beide überhaupt in älterer Zeit in Connex gestanden haben, so sind wir doch keinesfalls berechtigt, mit Gebissen wie die von *Asteracanthus* und *Ptychodus* die Gesammtorganisation von *Heterodontus* zu combinieren.

Lassen wir also das durch nichts gerechtfertigte Vorurtheil über die Organisation und systematische Stellung jener Formen fallen, so drängen sich uns, wie wir sahen, zahlreiche Gründe dafür auf, dass die älteren Centrobatiden sich an Formen wie *Asteracanthus* und *Ptychodus* unmittelbar anschliessen. Letzterer wurde ja bereits auf Grund einer Gebissform von A. Smith Woodward den Myliobatiden angereiht, während er hier neben *Asteracanthus* gestellt wurde.

Einige unbedeutende Unterschiede haben sich ferner bei den typischen Vertretern der Trygoniden und Myliobatiden eingestellt im Bau der Augenlider, der Nasenklappe und der Lage der Spritzlöcher. Aber abgesehen davon, dass derartige Differenzierungen stammesgeschichtlich nicht zu verfolgen sind, wird man ihnen auch bei den gegenwärtigen Formen eine durchgreifende systematische Bedeutung schwerlich beilegen können.

Die übrigen in der Diagnose aufgeführten Merkmale der Centrobatiden, der Mangel eines Rostrums und der Rippen, die Selbstständigkeit der Copularia, die Form des Beckens, erfahren innerhalb der Centrobatiden keine irgendwie bemerkenswerthen Differenzierungen und werden erst dann ein phyletisches Interesse verdienen, wenn wir die gleichen Organe bei den Vorfahren der Centrobatiden kennen lernen werden. Zunächst haben sie nur eine systematische Bedeutung, indem sie in den genannten Punkten die Centrobatiden scharf von den anderen Rochen unterscheiden.

Das Gemeinsame aller der bisher besprochenen Organisationsverhältnisse ist aber das, dass keines derselben für eine weitere Theilung der Centrobatiden verwerthet werden kann.

Ich gehe nun zu einer Beschreibung der divergierenden Entwicklungsreihen der Centrobatiden über, welche hiernach den Rang von Unter-Familien erhalten.*)

Unter-Familie Trygoninae.

Die Brustflossen stossen ununterbrochen vor dem Kopf zusammen, ihr Umriss ist gerundet, meist in dem vorderen Abschnitt stärker in die Breite gezogen als hinten; die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen sind am Schultergürtel nicht eingebogen, sondern verlaufen ziemlich geradlinig von vorn nach hinten. Der Schwanz ist bisweilen noch mit vertikalen Längsflossen (*Urolophus*) oder Längstalten (*Hypolophus*, *Taeniura*) versehen, gewöhnlich aber einfach peitschenförmig; bisweilen verkürzt (*Ellipesurus* und *Pteroplatea*). Das Hautskelet ist meist sehr wohl entwickelt, häufig auf besondere Theile des Körpers beschränkt. Die Zähne sind mit Grübchen oder Querwülsten auf der Krone versehen, die Wurzel besteht aus zwei schlanken Zapfen, welche seitwärts gekrümmt sind.

Die Organisation der Brustflossen zeigt innerhalb der Trygoniden keine weitgehenden Differenzierungen; nur bei *Pteroplatea* erscheinen dieselben stark in die Breite gezogen, ohne dass aber dadurch die charakteristischen Eigenschaften des Trygonidentypus alteriert werden. Sehr charakteristisch für die Trygoniden ist der gerade Verlauf der Gliederungslinien an den Brustflossenstrahlen. An demselben lässt sich das Skelet eines jeden Trygoniden auf den ersten Blick bestimmen und von den äusserlich oft sehr ähnlichen Skeleten der Rajiden unterscheiden, bei denen die Gliederungslinien am Schultergürtel immer mit scharfem Winkel eingebogen sind.

Worin dieser sehr auffällige Gegensatz in dem Bau des Brustflossenskelets seinen Grund hat, wage ich nicht zu entscheiden, doch ist er wahrscheinlich darin zu suchen, dass bei den mit einem Rostrum versehenen Rajiden die Schwimmbewegung mehr von den Seiten der Brustflossen ausgeübt wird, während sie bei den Trygoniden auch von dem beweglichen vorderen Theil der Brustflossen ausgeht. Der Schwanz, der sich wie bei allen Centrobatiden scharf von der Rumpfscheibe absetzt, und häufig noch dorsoventrale Längsflossen bezw. Längsfalten trägt, ist im Gegensatz zu den Myliobatiden ausgezeichnet durch den Mangel einer Rückenflosse. Nur bei *Trygonoptera* und *Aetoplatea* findet sich eine niederige, hautfaltenartige Flosse vor dem Schwanzstachel und beweist, dass diese Eigenthümlichkeit auch bei

*) Man könnte natürlich auch die Myliobatiden, Trygoniden und Ceratopteriden im Range von Familien belassen und müsste dann die sie verbindende systematische Einheit etwa als Unter-Ordnung auffassen. Hierüber kann man verschiedener Ansicht sein; ich glaube aber, dass dies für die Sache selbst ohne Bedeutung ist.

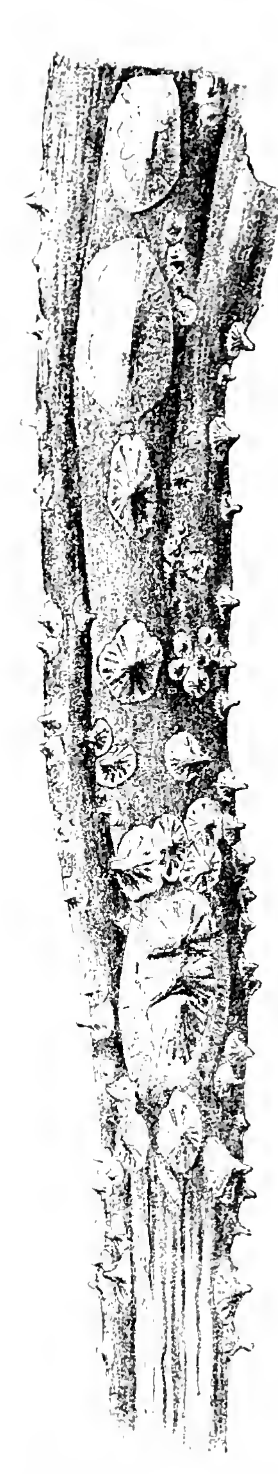


Fig. 29. Ein Schwanzabschnitt von *Trygon thalassia* in natürlicher Grösse, die verschieden differenzierten Schuppen vor dem unten sichtbaren Stachelansatz zeigend. Original im zoologischen Museum in Strassburg i. E.

den Vorfahren der Trygoniden vorausgesetzt werden darf. Denn dass es sich bei der Tendenz dieser Formen, den Schwanz peitschenförmig zu gestalten, nicht um eine Neuerwerbung handeln kann, darüber kann doch wohl kein Zweifel bestehen. Bei den sehr seltenen Formen *Ellipesurus* und *Pteroplatea* verkürzt sich der Schwanz in sehr auffälliger Weise. Bei *Pteroplatea* harmoniert dies mit der Verbreiterung des ganzen Körpers, während sich bei der einen Art von *Ellipesurus* andere schwer zu erklärende Eigenthümlichkeiten eingestellt haben.

Die Hautbewaffnung der Trygoniden ist häufig wohl entwickelt, doch meist auf die erhabenen Theile des Rückens, der Wirbelsäule und des Schultergürtel sowie auf den vorderen Theil des Schwanzes beschränkt. Diese Hautverkalkungen, welche immer aus Vasodentin bestehen, bilden gewöhnlich buckel- oder kegelförmige Schuppen, während die aus Pulpodentin bestehenden Schuppen der Rajiden in feine schlanke Spitzen ausgezogen sind. Jene Hartgebilde der Trygoniden erlangen dabei bisweilen eine sehr weitgehende Differenzierung in ihrer äusseren Form. In sehr bemerkenswerther Weise ist dies z. B. bei dem riesigen *Trygon thalassia* der Fall, von welchem ich nebenstehend ein Stück vom Schwanz eines Exemplares des Strassburger zoologischen Museums abgebildet habe. Die im fossilen Zustande isoliert gefundenen Schuppen und Schilder dieser Form haben, wie leicht erklärlich, zur Aufstellung verschiedener Gattungen (*Acanthobatis*, *Dynatobatis*) Veranlassung gegeben, während andere mit den entsprechenden Resten von *Acipenser* und *Raja* verwechselt wurden.

Über die Reste von *Trygon thalassia fossilis m.* aus dem Miocän von Baltringen habe ich bereits an anderer Stelle*) gesprochen und mich hier darauf beschränkt, eine der auffallendsten Schuppenbildungen in Fig. 31 abzubilden. Die übrigen gleichen, wie ich l. c. nachwies, durchaus den entsprechend gestellten Schuppen von *Trygon thalassia*, und zwar zum grösseren Theil

*) Über tertiäre Trygoniden. Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft. Bd. 42. 1890. pag. 365.

denen des Schwanzes (vergl. Textfigur 29); einige flach ovale, mit gewölbter Unterseite lagen in der Rumpfscheibe eingebettet.

Das nebenstehend, Textfigur 30, abgebildete Schuppenaggregat wurde von A. Baltzer aus der miocänen Meeresmolasse von Mägenwyl im Aargau beschrieben*), von woher ich auch andere Reste dieser Art nachweisen konnte. Sie gehören einer Varietät der Baltringer Art an, welche sich indess von dieser so wenig unterscheidet, dass die Aufstellung eines besonderen Namens für dieselben kaum angebracht erscheint. Dasselbe gilt von entsprechenden Resten, welche M. Larrazet**) aus tertiären Schichten vom Rio Paraña beschrieb. Da sich die Mannigfaltigkeit derselben in denselben Grenzen hält, wie die der Schuppengebilde bei der lebenden *Trygon thalassia* und im besonderen von denen der fossilen Form von Baltringen nicht wesentlich abweicht, so möchte ich sie ebenfalls derselben Art zurechnen. Die l. c. Taf. XIII Fig. 1, 2, 6, Taf. XIV Fig. 3, 4 und Taf. XV Fig. 1 abgebildeten Schuppen dürften wegen der convexen Unterseite als Schuppen der Rumpfscheibe zu betrachten sein, die Taf. XIII 3, 4, 5 und Taf. XIV 1, 2 dargestellten dem Schwanze aufgesessen haben. Das entfernte Vorkommen der Art kann nicht befremden, da dieselbe gegenwärtig den südlichen Theil des atlantischen Oceans bewohnt. Auch im jüngeren Tertiär von Frankreich finden sich vereinzelt derartige Reste, welche zum Theil von Larrazet l. c. beschrieben worden sind.



Fig. 30. Schuppenaggregat vom Schwanz einer fossilen Form der *Trygon thalassia* aus dem Miocän von Mägenwyl im Aargau in natürlicher Grösse. Original im geologischen Museum in Bern.



Fig. 31. Schuppenaggregat von *Trygon thalassia fossilis* Jaekel (= *Acipenser tuberculosus* Probst, *Raja tuberculosa* Probst, *Acanthobatis tuberculosus* Zittel) aus der miocänen Meeresmolasse von Baltringen in Württemberg in natürlicher Grösse. Originale Coll. Probst in Baltringen.

Während die durch ihre ausgehöhlte oder flache Unterseite kenntlichen Schwanzschuppen eine sehr grosse Variabilität aufweisen, sind die in die fleischige Rumpfscheibe eingebetteten Schuppen verhältnissmässig einfach gestaltet. Dieselben ragen gewöhnlich nur mit einem kleinen, centralen Kegel aus der Haut hervor, und ihre Unterseite ist flach convex, während die am Schwanz auf der Wirbelsäule aufsitzenden fast ganz aus der Haut vorragen.

*) Über den Hautschild eines Rochen aus der marinen Molasse. Separatabdruck aus den Mittheilungen der naturforschenden Gesellschaft in Bern. April 1889.

**) Des pièces de la peau de quelques Sélaciens fossiles. Buletin de la Société géologique de France. 3 Série Vol. XIV. pag. 265. Taf. XIII, XIV.

Die interessanten Eigenthümlichkeiten des Gebisses der Trygoniden habe ich bereits bei der Besprechung der Centrobatiden hervorgehoben.

Da ich nicht in der Lage bin, die übrigen Eigenthümlichkeiten des Skeletbaues und der Weichtheile phylogenetisch verfolgen zu können, so gehe ich hier auf dieselben nicht näher ein und wende mich zu der Besprechung der im Monte Bolca vorkommenden Arten von Trygoniden.

Trygon (Taeniura) muricatus VOLTA sp.

Tafel IV. Textfigur 32. pag. 143.

Raja muricata — il pesce viola, VOLTA: Ittiolittologia veronese. 1796. pag. 37 (Theil II). Taf. IX Fig. 1 (non Fig. 2).

Trygonobatus vulgaris, DE BLAINVILLE: Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle Vol. XXVII (1818). pag. 336

Trygon Gazzolae, AGASSIZ: Kritische Revision der in der Ittiolittologia veronese abgebildeten fossilen Fische. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefactenkunde. 1835. pag. 297. Poissons fossiles. III, pag. 382 (Name ohne Beschreibung.)

Alexandrinum, nov. gen. R. MOLIN: De Rajidis tribus boleanis. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften. Wien 1861. Bd. XXXXII, pag. 579.

Alexandrinum Molini, A. DE ZIGNO: Annotazione palaeontologiche. Pesci fossili nuovi del calcare eoceno dei monti Bolca e Postale. Memorie del R. Istituto veneto dei scienze, lettere ed arti. Vol. XVIII. Venezia 1874. pag. 299. Taf. XII.

Trygon Gazzolae AGASSIZ, A. DE ZIGNO: Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno de M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 180.

Alexandrinum Molini, A. DE ZIGNO: Ebenda, pag. 181.

Es ist auffallend, dass eine Form, die bereits von VOLTA vortrefflich beschrieben und abgebildet war, und welche durch ihren reich gegliederten Skeletbau so leicht kenntlich ist, so viele nachträgliche Benennungen erfahren hat. VOLTA kannte und beschrieb das hier Tafel IV abgebildete Exemplar der Collection GAZOLA; allerdings rechnete er zu der gleichen Art, die er als *Raja muricata* bezeichnete, noch ein mit einem Stachel besetztes Schwanzfragment (l. c. Taf. IX, Fig. 2), welches zu *Urolophus crassicauda* gehört. Da sich aber die Beschreibung VOLTA's wesentlich auf das vollständige und zuerst (Fig. 1) abgebildete Fossil stützt, so glaube ich jener ältesten Benennung unserer Form die Priorität zuerkennen zu müssen. Dass VOLTA die Art noch unter dem Gattungsnamen *Raja* citiert, ist dadurch erklärt, dass man damals noch alle Rajiden unter jenem Namen zusammenfasste. Andererseits präcisierte aber VOLTA mit vorzüglicher Schärfe den Formenkreis der Trygoniden gegenüber dem der echten Rajiden. Zu den späteren Benennungen gab z. Th. die Auffindung neuer Exemplare und die Nichtberücksichtigung des vorher Beschriebenen Veranlassung. So entstanden auf Grund eines Exemplares

in der Pariser Sammlung die Namen *Trygonobatus vulgaris* DE BLAINVILLE und *Trygon Gazzolae* AGASSIZ, von welchen der letztere, obwohl er ohne Beschreibung ver-

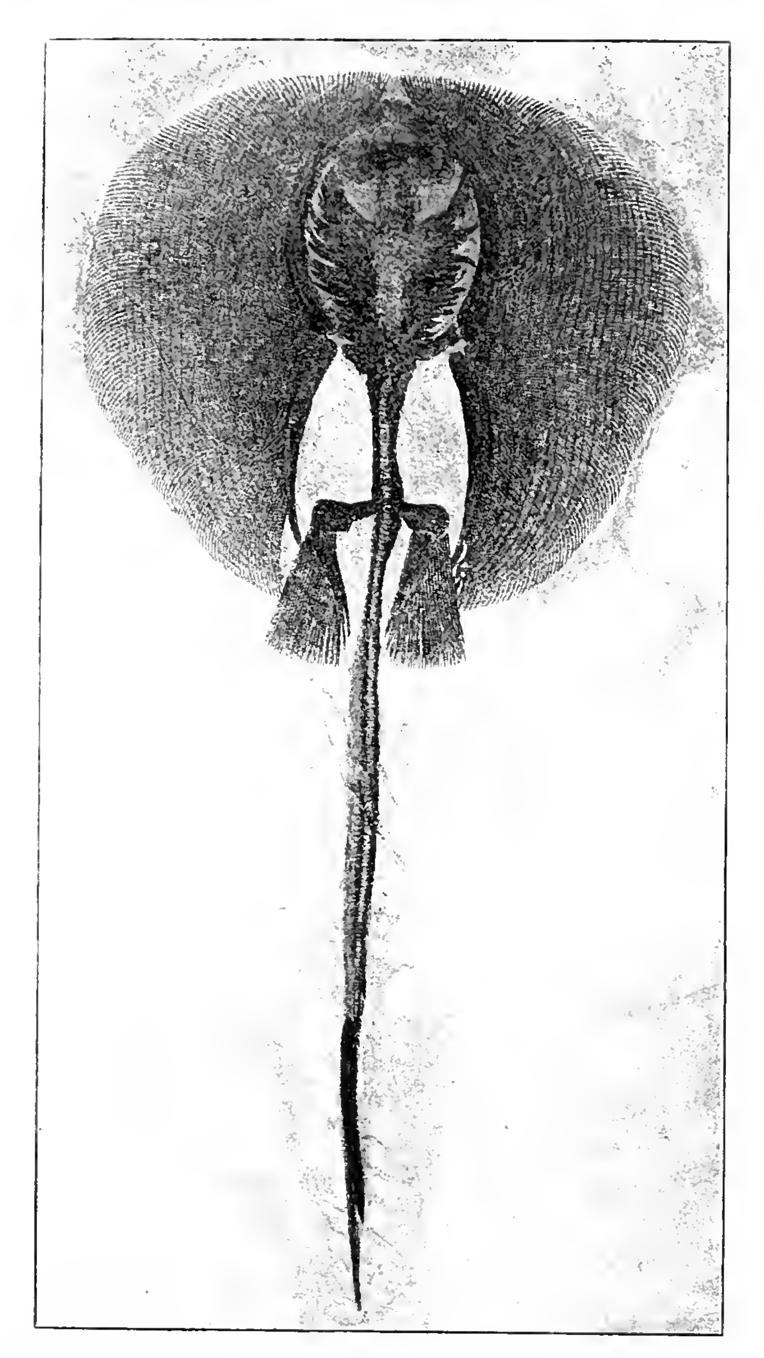


Fig. 2. *Trygon muricata* VOLTA sp. Copie nach der Paduaner Abbildung des Original-Exemplares von *Alexandrinum Molini* A. de Zigno. Original Coll. A. DE ZIGNO in Padua.

öffentlicht wurde, sich in der Litteratur am meisten einbürgerte. Dass MOLIN lediglich auf Grund der distalen Stellung des Schwanzstachels eine neue

Gattung *Alexandrinum* aufstellte, deren Repräsentant dann von Achille de Zigno als *Alexandrinum Molini* beschrieben wurde, kann nicht gerechtfertigt erscheinen. Von dem letzterwähnten Original ist in Textfigur 32 pag. 143 eine Abbildung gegeben, welche nach einer der Paduaner Tafeln in 1/3 natürlicher Grösse auf photographischem Wege hergestellt ist. Man überzeugt sich daran leicht, dass diese Form specifisch nicht zu trennen ist von dem Tafel IV abgebildeten Originale Volta's. Das Original dieses *Alexandrinum*, welches auch von de Zigno abgebildet wurde, befand sich bei meinem Besuch in Padua in der Sammlung des nun verstorbenen Barone de Zigno. Es zeichnet sich in mehrfacher Hinsicht durch bessere Erhaltung vor dem Tafel IV abgebildeten Originale Volta's aus, namentlich ist auch die Gesteinsplatte nicht so vielfach zerbrochen und wieder zusammengesetzt wie bei dem älteren Stück. Es ist dies besonders wichtig für die Beurtheilung der Stellung des Schwanzstachels. An dem Volta'schen Exemplar ist ein Theil des Schwanzes in der Gesteinsplatte ergänzt oder wenigstens nicht ganz in ursprünglicher Verfassung, was besonders in der Photographie durch dunklere Färbung der mittleren Partie des Schwanzes kenntlich wurde. Da an dem vorstehend abgebildeten Exemplar bei intakter Gesteinsplatte der Stachel so weit entfernt vom Rumpfe sitzt, ist es unzweifelhaft, dass dies seine normale Stellung bei unserer Form war. Damit ist zu gleicher Zeit deren wichtigstes specifisches Merkmal gegeben. Eine höhere systematische Bedeutung aber möchte ich im Gegensatz zu Molin dieser Eigenthümlichkeit nicht zuerkennen. Demnach gehört die Form zu *Trygon* bezw. würde dieselbe der Gattung *Taeniura* zuzurechnen sein, da ein Kamm von wohl entwickelten unteren Dornfortsätzen am Schwanz für das ursprüngliche Vorhandensein einer ventralen Längsflosse spricht. Da ich diese, wie gesagt, für eine Eigenschaft aller älteren Trygoniden halte, so muss ich A. Günther beistimmen, der gegen die Trennung von *Taeniura* und *Trygon* Bedenken erhob, und habe daher die vorliegende Form zu *Trygon* gestellt.

Der Schwanz dürfte übrigens sicher bei keinem der Exemplare vollständig erhalten sein, was bei seiner peitschenförmigen Verdünnung nicht auffällig ist. Der Schwanzstachel weicht in nichts von dem Trygonidentypus ab; er zeigt also eine Hauptlängsfurche in der Mitte der Oberseite und ist, wie dies bei Trygoniden gewöhnlich der Fall ist, nur in der Einzahl vorhanden.

Von sonstigen Eigenthümlichkeiten unserer Art sei noch hervorgehoben, dass ihre Haut anscheinend glatt und ohne alle schuppigen Verkalkungen war, dass solche auch auf dem Schwanz zu fehlen scheinen. Ferner sei bemerkt, dass die Brustflossen bei ihrer gegenseitigen Annäherung vor dem Kopf nur einen schmalen Flossensaum bilden. Eine kleine Lücke bleibt zwischen den

beiderseitigen Brustflossen übrig; in derselben ist, was schon VOLTA hervorhob von einer Rostralbildung, wie sie GEGENBAUR bei *Trygon* nachweisen wollte, keine Spur zu entdecken, eine Thatsache, die bei dem Alter dieser Form ins Gewicht fällt gegenüber der GEGENBAUR'schen Annahme, dass ein Rostrum ursprünglich den Trygoniden zukomme.

Das im Text abgebildete Exemplar zeigt folgende Grössenverhältnisse. Länge der Rumpfscheibe 25 cm, die des Schwanzes von dem Hinterrand der Rumpfscheibe bis zum Ansatz des Stachels 18,5 cm, die des Stachels 10 cm. Hinter dem Stachel sind vom Schwanz noch 1 cm. erhalten, seine Länge dürfte aber von da noch beträchtlich gewesen sein. Die grösste Breite der Scheibe beträgt 27,5 cm, wovon auf jede Brustflosse ungefähr 11,5 cm entfallen. Gliederungslinien zählte ich in den Brustflossen deutlich etwa 22, in den Beckenflossen nur 5.

Die Grössenverhältnisse des Tafel IV abgebildeten Exemplares weichen hiervon wesentlich nur insofern ab, als der Schwanzstachel von der Rumpfscheibe noch etwas weiter entfernt ist als an dem nebenstehend abgebildeten Individuum.

Das von l. c. VOLTA Taf. IX, Fig. 1 und hier Tafel IV abgebildete Exemplar befindet sich in Collection GAZOLA in Verona; das pag. 143 im Text abgebildete Original der *Alexandrinum Molini* DE ZIGNO wird in Padua in der Collection DE ZIGNO aufbewahrt.

Trygon Zignii MOLIN sp.

Textfigur 30, pag. 147.

Anacanthus Zignii, R. MOLIN: De Rajidis tribus bolcanis. Sitzungs-Berichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften Wien 1861. Band XXXXII, pag. 578.

Anacanthus Zignii (MOLIN), A. DE ZIGNO: Annotazione paleontologiche. Pesci fossili nuovi del calcare eoceno dei monti Bolca e Postale. Memorie del R. Istituto veneto di scienze, lettere ed arti. Vol. XVIII. 1874. pag. 298. Taf. IX.

Anacanthus Zignii (MOLIN), A. DE ZIGNO: Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 179.

Den Zweifel, den A. SMITH WOODWARD gegen die Zugehörigkeit dieser Form zu *Anacanthus* EHRENBERG (= *Urogymnus* MÜLLER und HENLE) äusserte*), kann ich durchaus bestätigen. MOLIN betrachtete diese Form nur deswegen als einen Vertreter von *Anacanthus*, für welchen der ältere Name *Urogymnus* zu setzen wäre, weil das ihm vorliegende Fossil keinen Schwanzstachel besass. Die Richtigkeit dieser Thatsache ist freilich nicht zu

*) Catalogue of the fossil Fishes of the British Museum. Part. I. pag 153. London 1889.

bestreiten, aber ebenso sicher ist, dass der Schwanz des einzigen Original-Exemplares unvollständig, d. h. nur mit seinem proximalen Theile erhalten ist. Damit verliert der gegenwärtige Mangel des Stachels an dem Fossil jeden systematischen Werth, besonders wenn man in Betracht zieht, dass dieser Stachel bei verschiedenen älteren Centrobatiden sehr weit vom Rumpfe entfernt stand. Die Zugehörigkeit dieser Form zu *Urogymnus* war auch deshalb schon in hohem Grade unwahrscheinlich, weil *Urogymnus* Trygoniden umfasst, deren Oberseite mit sehr kräftigen Stachelschuppen bewehrt ist, und diese Gleichartigkeit der Hautbewaffnung wohl die alleinige Ursache ist, dass diese Formen jene Stammeswaffe der Centrobatiden, den Schwanzstachel, eingebüsst haben. Da sonst der Stachel bei Centrobatiden nur dann verkümmert oder fehlt, wenn der ganze Schwanz obliteriert, so wäre hier nicht der mindeste Grund einzusehen, warum unsere Form bei ihrem Mangel einer Hautbewaffnung und kräftigem Schwanzansatz ihren Stachel eingebüsst haben sollte.

Sieht man nun also von jener, durch nichts gerechtfertigten Gattungsbestimmung ab, so sprechen alle Eigenthümlichkeiten unserer Art dafür, dass dieselbe zu *Trygon* gehört. Die Form und Gliederungslinien der Brust- und Beckenflossen, das Gebiss und die Form der Zähne passen im Einzelnen so genau zu den Merkmalen von *Trygon*, dass ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung kein Bedenken erregen kann.

Die specifische Selbstständigkeit der Art gegenüber der vorher beschriebenen *Trygon muricata* scheint mir deshalb wahrscheinlich, weil sie ausser ihrer viel geringeren Grösse durch einen weniger gerundeten Umriss der Rumpfscheibe, dreieckige Form und häufigere Gliederungslinien der Beckenflossen gegenüber der genannten mit ihr vorkommenden Art ausgezeichnet ist.

In nebenstehender Textfigur 33 habe ich eine Abbildung des Exemplares in natürlicher Grösse gegeben. Die Abbildung ist nach einer der mir von Herrn Professor Omboni geliehenen Tafeln der Universität Padua auf Zink photographirt worden. Dieselbe dürfte das Original im Wesentlichen richtig wiedergeben, nur sind statt der 5 Kiemenbögen schematisch zahlreiche Querstriche gezeichnet, und vor dem Kopf ist eine dunkele Partie zum Ausdruck gekommen, welche an dem Original jedenfalls in dieser Form nicht vorhanden war.

Die Grössenverhältnisse dieser Art sind aus der Abbildung ersichtlich.

Das Original befindet sich in der Collection de Zigno in Padua.

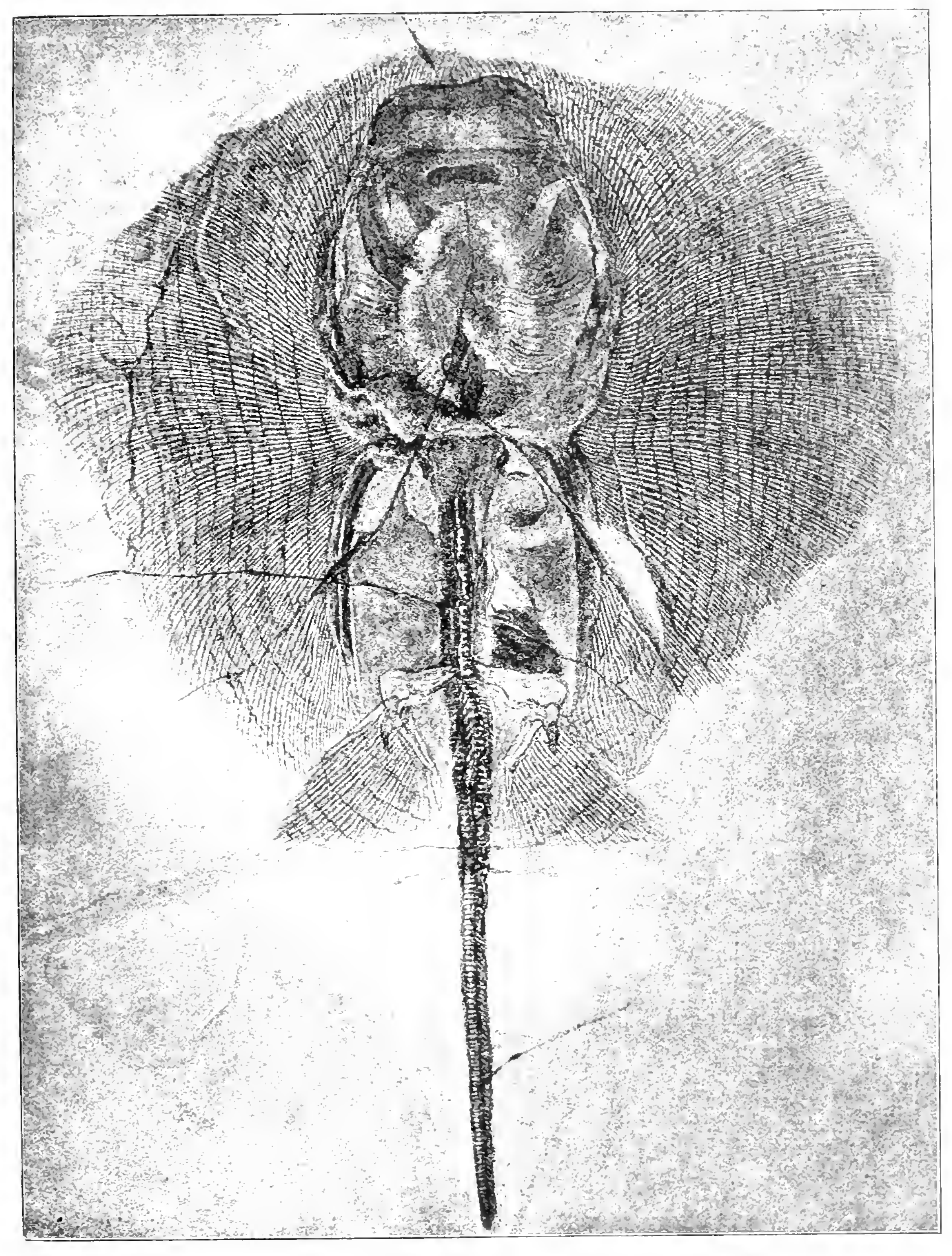


Fig. [illegible] *Trygon Zigni* Mass. sp. Copie der Photogr. [illegible] Abbildung des Original-Exemplares [illegible]
[illegible] Grösse. Original [illegible]

Urolophus de Blainville.

Urolophus crassicauda de Blainville sp.

Tafel V.

Raja muricata, Volta z. Th.: Ittiolittologia veronese. 1796. Taf IX. Fig 2 non Fig. 1).

Trygonobatus crassicauda, De Blainville: Nouveau Dictionnaire. d'Histoire naturelle Vol. XXVIII. Ichthyolithes pag. 33

Trygon oblongus, Agassiz: Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefactenkunde, 1835, pag. 297 (nur Name).

Trygon brevicauda (Catullo, Manuscript-Name), Heckel: Bericht einer auf Kosten der kaiserlichen Academie der Wissenschaften durch Oberösterreich etc. unternommenen Reise Sitzungs-Berichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der k. k. Academie der Wissenschaften Wien 1851. Band VII. pag 324

Urolophus princeps, Heckel: Bericht über die vom Herrn Cavaliere Achille de Zigno hier angelangte Sammlung fossiler Fische Sitzungs-Berichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserl. Academie der Wissenschaften. Wien 1853. Band XI. pag 122.

Taeniura Kneri, Raph. Molin: De Rajidis tribus boleanis. Ebenda. Wien 1861 Band XXXXII. pag. 581.

Trygon oblongus (Agassiz), A. de Zigno: Catalogo raggionnato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolka e M. Postale. Venezia 1874. pag. 181.

Taeniura Kneri (Molin), A. de Zigno: ebenda pag. 182.

Urolophus princeps (Heckel), A. de Zigno: ebenda pag. 183.

Die fast metergrossen Scheiben dieser Form gehören zu den stattlichsten und auffallendsten Fischen des Monte Bolca. Sie müssen daselbst auch ziemlich häufig gewesen sein, da sich mehrere Exemplare in der Sammlung des Herrn Grafen Gazola in Verona befinden, andere in der Collection de Zigno und der Universität zu Padua, eines im Besitz des Herrn Marchese di Canossa zu Verona, und eines im Museum in Wien aufgestellt ist. Auch wurde schon von Volta ein isolierter, mit einem Stachel versehener Schwanz abgebildet, aber irrthümlich mit *Trygon muricatus* Volta sp. vereinigt. Der dicke, dabei kurze und mit Endflosse, sowie einem sehr kräftigen, etwas aufwärts gekrümmten Stachel versehene Schwanz ist für diese Form so charakteristisch, dass an der Zugehörigkeit des von Volta abgebildeten Fragmentes zu unserer Art kein Zweifel bestehen kann. Diese Eigenthümlichkeiten in der Schwanzbildung wurden auch von de Blainville bereits so scharf präcisiert, dass man die de Blainville'sche Charakteristik als vollkommen ausreichend betrachten und dem von ihm gegebenen Artnamen die Priorität zuerkennen muss, während seine Gattungsbezeichnung *Trygonobatus* im Hinblick auf den älteren Namen *Trygon*, für dessen Vertreter sie in erster Linie verwandt ist, hinfällig wird. Die genannten Eigenthümlichkeiten unserer Art sind auch schon von späteren Autoren, wie Heckel, bei Aufstellung seines *Trygon*

brevicauda und von Molin bei der Besprechung seiner *Taeniura Kneri* anerkannt worden. Auffallend ist nur, dass ein so vorzüglicher Ichthyolog wie Heckel bei Aufstellung seines *Urolophus princeps* nicht erkannte, dass er die gleiche Art in einem nur wenig grösseren Exemplare bereits als *Trygon brevicauda* Catullo beschrieben hatte. So stand nun schliesslich dieselbe Form an drei verschiedenen Stellen in der Systematik, wie aus dem Catalog von A. de Zigno zu ersehen ist, einmal als *Trygon*, dann als *Taeniura*, schliesslich als *Urolophus* citiert.

Die Rumpfscheibe mag im Leben des Thieres ziemlich genau kreisförmig, dabei aber dick aufgewölbt gewesen sein, wie dies bei verschiedenen lebenden Arten der Fall ist. Wenn nun der Cadaver beim Verwesen in schiefer Lage oder unter dem Druck irgend einer Strömung im Wasser und des auf ihm abgelagerten Kalkschlammes in sich zusammensank, so wurde sein Flossenskelet leicht nach verschiedenen Richtungen hin verschoben. Danach erscheint die Rumpfscheibe gewöhnlich längs, quer, oder schräg oval verzerrt (*Trygonbatus oblongus* Agassiz). Auch an dem Tafel III abgebildeten Exemplar des Museums Gazola ist dies der Fall; aber immerhin wäre ein Synonymen-Verzeichniss wie das vorstehende unmöglich gewesen, wenn auch nur einmal eine Abbildung dieser charakteristischen Form gegeben worden wäre.

Da die Haut anscheinend ganz glatt und unbewehrt war, so tritt der Skeletbau sehr klar hervor. Allerdings muss man ihn genau betrachten, um die verhältnismässig dünnen und dicht gedrängten Flossenstrahlen genau zu erkennen; der zierliche Bau derselben unterscheidet diese Form leicht von den ebenso grossen Exemplaren der *Platyrhina gigantea*. Am Aussenrande gabelt sich jeder Strahl gewöhnlich einfach. Die Gliederungslinien (Gl.) laufen ungefähr dem Aussenrande der Flossen parallel. Vor dem Kopf bilden die Flossen einen breiten Saum; von einem Rostrum ist auch bei dieser Form zwischen den beiderseitigen Brustflossen nichts zu bemerken. Die Pro- und Metapterygien stellen gewaltige Sicheln dar.

Die Beckenflossen sind sehr klein und werden von den Brustflossen fast ganz bedeckt.

Der Schwanz ist, wo er sich vom Rumpf abgliedert, ziemlich dick, etwa wie bei der lebenden *Trygon brevicauda*, im Ganzen hat er nur eine geringe Länge, die kaum mehr als den Radius der Rumpfscheibe beträgt. Bei allen Exemplaren, die ich sah, ist er in auffälliger Weise scharf zur Seite gebogen, was also auch im Leben des Thieres der Fall sein mochte. Bald hinter seiner Abgliederung vom Rumpf sitzt ihm ein sehr kräftiger, breiter, etwas aufwärts gebogener Stachel auf, der in der Form am Meisten an den der lebenden *Trygon brevicauda* erinnert (vergl. die Textfigur pag. 121). Hinter

dem Stachel tritt deutlich hervor, ist aber vielleicht schon weiter vorn vorhanden, die Schwanzflosse, welche mit ihrem inneren Flossenskelet für die Gattung *Urolophus* kennzeichnend ist. Die Strahlen dieser Flosse sind an den Exemplaren mit vollkommener Deutlichkeit wahrzunehmen, so dass über die generische Stellung unserer Art kein Zweifel obwalten kann. Auch die übrigen Eigenthümlichkeiten passen in jeder Hinsicht zu *Urolophus*, nur übertrifft unsere Art alle lebenden durch ihre Grösse ganz beträchtlich.

Die Zähne unterscheiden sich nicht wesentlich von denen der lebenden Arten und ebenso wenig von denen von *Trygon*. Ihre Krone ist ziemlich flach gewölbt und zeigt eine mittlere Grube und Rauhigkeiten. Auch von der divergierenden Stellung der dünnen Wurzelzapfen konnte ich mich überzeugen.

Der Durchmesser der Rumpfscheibe erreicht, wie gesagt, etwa 0,75 m, doch kommen auch kleinere Exemplare vor, wie das von Heckel als *Urolophus princeps* beschriebene, welches sich im k. k. naturhistorischen Hofmuseum in Wien befindet.

Unter-Familie Myliobatinae = Familie Myliobatidae aut.*)

Die Brustflossen sind vor dem Kopf verkürzt, oder an den Seiten desselben unterbrochen, so dass eine oder zwei selbstständige Kopfflossen sich abgliedern, seitlich zugespitzt, ihre Gliederungslinien nach dem Metapterygium zu eingebogen. Die Kieferäste sind in der Symphyse nicht vorgezogen, sondern quer gestreckt. Die flach polygonalen Zähne bilden ein glattes Pflaster, welches im Unterkiefer eben und gerade vorgestreckt, im Oberkiefer um den Kieferknorpel gewölbt ist.

Alle lebenden Myliobatiden sind durch ein Merkmal scharf charakterisiert und zugleich allen übrigen Rochen gegenübergestellt: durch die Ausbildung selbstständiger Kopfflossen. Dieselben sind unzweifelhaft durch Abgliederung des vorderen Theiles der Brustflossen entstanden. Die Abgliederung selbst fand dadurch statt, dass die Flossenstrahlen an den Seiten des vorderen Kopfes sich verkürzten und schliesslich ganz verschwanden. Dieser Vorstellung liegt die Voraussetzung zu Grunde, dass bei den Stammformen der Myliobatiden die Flosse gleichmässig vor dem Kopf herumlief, aber eine solche Ausbildung war bisher bei Myliobatiden nicht bekannt, dieselben sind ausnahmslos gestaltet, wie es Textfigur 20b pag. 117 zeigt. Eine weitere Differenzierung fand allerdings dann noch dadurch statt, dass sich die

*) Die *Ceratopterina* würden die dritte Unterfamilie der Centrobatiden bilden und durch die Reduction des Gebisses und der Kiefer, durch die extreme Verbreiterung der Brustflossen, sowie die Reduction des Schwanzes und seines Stachels charakterisiert sein.

Kopfflossen vor dem Kopf paarig theilten, sodass sie wie zwei vorgestreckte Ohren isoliert am Kopfe standen. Hierin herrscht übrigens eine grössere Variabilität, als gewöhnlich angenommen wird. So soll *Myliobatis* immer eine vereinigte Kopfflosse besitzen, während bei der Gattung *Rhinoptera* getrennte paarige Kopfflossen die Regel sind. Wie ich aber bereits oben hervorhob, besitzt das zoologische Museum in Triest einen *Rhinoptera*-Schädel mit einem typischen *Myliobatis*-Gebiss, bezw. ein *Myliobatis*-Schädel mit getrennten Kopfflossen. Man ersieht daraus, dass jener Trennung der Kopfflosse eine durchgreifende systematische Bedeutung kaum zukommen kann. Ein Merkmal aber war, wie gesagt, für alle Myliobatiden durchgreifend, die Abgliederung der Kopfflossen von den Brustflossen. Hinsichtlich dieses Merkmales lernen wir nun in *Promyliobatis Gazolae* eine fossile Form kennen, die in jeder anderen Hinsicht sich als ein echter Myliobatide erweist, aber in der Ausbildung der Brustflossen noch nicht auf dem Stadium der lebenden Myliobatiden steht.

Abgesehen davon, dass sich bei jungen Myliobatiden zuerst paarige Zähnchen entwickeln, und auf der anderen Seite eine Trygonide, *Hypolophus sephen*, ebenfalls Myliobatidenzähnchen besitzt, lässt sich das Gebiss doch für die Phylogenie und die systematische Umgrenzung der einzelnen Unterfamilien sehr gut verwerthen. Auch bei dem Reductionsprocess, den das Gebiss bei den *Ceratopterina* erfährt*, erlangen die Zähne und die Kiefer bestimmte Form. Dass bei der nahen Verwandtschaft der Myliobatiden und Trygoniden eine Form der letzteren wenigstens zum Theil ein Myliobatiden-Gebiss hat, wird dem Merkmale seine systematische Bedeutung nicht nehmen können.

Es kann aber theoretisch der Fall eintreten, dass eine Form die Brustflossen der Trygoniden und das Gebiss der Myliobatiden besitzt, oder umgekehrt und dabei in allen anderen Merkmalen indifferent ist, dann würden wir vor die Frage gestellt sein, welchem Merkmal wir die ausschlaggebende Bedeutung zuerkennen, eine Frage, die natürlich nur von der individuellen Beurtheilung abhängen würde. Bis jetzt waren solche Zwischentypen noch nicht bekannt, und die einzige Form, die zu dieser Frage Veranlassung giebt, die im Folgenden besprochene *Promyliobatis Gazolae*, zeigte selbst in ihrer Brustflosse immerhin eine so ausgesprochene Hinneigung zu den Myliobatiden, dass man über ihre Zugehörigkeit zu dieser Familie nicht im Zweifel sein konnte. Dieselbe bewies zugleich, dass man die Merkmale des

*) Da auch bei anderen, besonders grossen Formen, wie z. B. *Selache*, *Rhinodon* und bei den Cetaceen, die Zähne zahlreicher werden und verkümmern, so wird man die Reduction vielleicht als eine Folge der Grössenentwicklung und der dadurch herbeigeführten Gefahrlosigkeit der genannten Formen betrachten dürfen.

Gebisses mehr noch als die Differenzierungen der Brustflossen für die phyletische Beurtheilung der Familie in Rechnung ziehen muss. Obwohl aber die gesammte Form in ihrer auffälligsten Eigenthümlichkeit, der Entwicklung der Brustflossen, schon den Differenzierungsgang der Myliobatiden erkennen lässt, erschien doch aus verschiedenen Gründen die Aufstellung einer neuen Gattung zweckmässig.

Promyliobatis nov. gen.

Die Brustflossen vor dem Kopf schmal, aber noch ununterbrochen zusammenhängend. Die Breite der einzelnen Brustflossen bedeutend geringer als ihre Ausdehnung in der Längsaxe des Thieres. Die Gliederungslinien der Brustflossen wenig eingebogen. Das Gebiss mit einer Mittelreihe längerer Zähne und kleinen Nebenzähnen.

Der Schwanz scharf vom Rumpf abgesetzt mit breiten und langen vertikalen Längsfalten und weit von der Rumpfscheibe entferntem, seitlich gezähntem Stachel.

Die Gattung *Promyliobatis*, welche zunächst nur auf die Merkmale der einen, nachstehend zu besprechenden Art gegründet ist, wird in erster Linie charakterisiert durch die Entwicklung der Brustflossen. Obwohl bei diesen in der seitlichen Zuspitzung und der Einbiegung der Gliederungslinien bereits der Myliobatidencharakter klar zum Ausdruck kommt, steht doch die Ausbildung des vorderen Theiles der Brustflossen noch durchaus auf dem Entwicklungsstadium der Trygoniden, indem die Flossen ununterbrochen den Kopf umziehen und sich vor demselben vereinigen. Von einer Abgliederung selbstständiger Kopfflossen kann hier noch keine Rede sein. Da die geringe Grösse der auf Tafel VI dargestellten Figur diese Verhältnisse nicht deutlich genug wiedergiebt, so habe ich in der Figur 34 eine Abbildung des vorderen Körpertheiles in natürlicher Grösse gegeben, welche nach einer genauen Zeichnung hergestellt ist, die ich nach dem Original im Museum Gazola in Verona angefertigt habe. Das Exemplar zeigt durchaus deutlich, dass die Brustflossenstrahlen unterbrochen den Kopf umstehen und vor demselben von beiden Seiten sich vereinigen.

In ähnlicher Weise, wie in der genannten Hinsicht, zeigt *Promyliobatis* auch darin ein bemerkenswerthes Verhalten, dass die Verbreiterung der Brustflossen noch weit entfernt ist von dem Entwicklungstypus der lebenden Myliobatiden. Bei diesen sind die Brustflossen seitlich so verlängert und flügelartig zugespitzt, dass ihre Träger wirklich mit Recht den Namen der Meeradler verdienen. Auch die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen biegen sich zwar

am Schultergürtel ein und nähern sich dadurch dem Verhalten der Myliobatiden, aber bis zu der typischen Entwicklung dieser ist auch in dieser Hinsicht noch ein weiter Weg.

Schon diese Merkmale allein würden eine Trennung unserer Form gegenüber den lebenden Myliobatiden aus praktischen Gründen rechtfertigen, wir werden aber zu dieser Sonderstellung noch direct gezwungen durch die Eigenthümlichkeiten des Schwanzes, der, wie bereits bemerkt, durch die flossenartigen Längsfalten und die sehr distale Stellung des Stachels gekennzeichnet ist.

Promyliobatis Gazolae DE ZIGNO sp.

Tafel VI. Textfigur 32, pag. 154.

A. DE ZIGNO: Sur une nouvelle espèce fossile de Myliobatis (Compte rendue de la 3me session du Congrès géologique international). Berlin 1885.

Myliobatis Gazolae, A. DE ZIGNO: Sopra uno scheletro fossile di *Myliobatis* esistente nel museo GAZOLA in Verona. Memorie del R. Istituto veneto di scienze, lettere ad arti. Vol. XXII. 1885.

Die Art ist begründet auf das einzige von Barone A. DE ZIGNO beschriebene Exemplar, welches zugleich überhaupt das einzige bekannte Skelet eines fossilen Myliobatiden ist. Das Original befindet sich in der Collection GAZOLA in Verona und dürfte wohl das kostbarste Stück dieser Sammlung bilden. Die Beschreibung und Abbildung bei A. DE ZIGNO ist trotz ihrer sorgfältigen Ausführlichkeit in zwei und gerade den wichtigsten Punkten ungenau. Zunächst ist vorn in der Mittellinie vor dem Kopf ein kurzer stachelartiger Fortsatz auf der Tafel gezeichnet und im Text besprochen, der unzweifelhaft an dem Exemplar, wie es jetzt vorliegt, nicht vorhanden ist. Möglicherweise ist es nachträglich durch Präparation vollständiger freigelegt worden und zeigte damals vielleicht nur die mittelsten Flossenstrahlen, die dann allenfalls zu der genannten irrthümlichen Auffassung bezw. Reconstruction verleiten konnten.

Ein anderer Irrthum in jener Beschreibung wurde, wie z. B. ein Referat im Neuen Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaeontologie 1887. I. pag. 171 beweist, involviert durch die Darstellung des Gebisses. Dasselbe zeigt, wie aus Textfigur 34 leicht ersichtlich ist, nicht nur die Bezahnung des einen Kiefers, sondern die beider Kiefer, allerdings in eine Ebene zusammengedrückt, während man durch die Beschreibung A. DE ZIGNO's zu der Annahme gedrängt ist, dass nur eine Kauplatte vorliegt. Es ist aber ganz unzweifelhaft, dass die oberen Zähne der vorher gewölbten Platte dem Oberkiefer angehören, und die unteren das ziemlich vollständig sichtbare

ebene Gebiss des Unterkiefers darstellen. Damit erklärt sich sehr einfach der bisher auffällige Umstand, dass die mittleren Zähne die kleinsten sind, bezw. eine Zunahme ihrer Grösse nach vorn und hinten stattfindet. Die später gebildeten Zähne sind immer grösser als ihre Vorgänger, und dass die äusseren Zähne hier in der That die jüngeren sind, geht, abgesehen von ihrer durchaus normalen Lage, mit Sicherheit daraus hervor, dass sie noch nicht vollständig verkalkt sind, während die innersten Zähne sowohl des Ober- wie des Unterkiefers nicht nur am stärksten verkalkt, sondern auch bereits stark abgekaut sind.

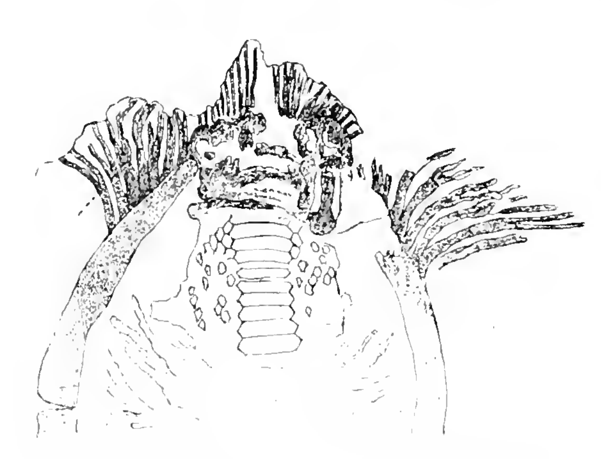


Fig. 34. Die vordere Kopf- und Flossenregion von *Promyliobatis Gazolae* de Zigno sp. nach einer dem Original-Exemplar entnommenen Zeichnung.

Die medianen Zähne sind übrigens noch relativ kurz, während dieses Verhältnis bei lebenden Myliobatiden bisweilen auf das Dreifache steigt. Auch darin zeigt also unsere Art ebenfalls ursprünglichere Verhältnisse, indem sie noch an die Differenzierung der Mittelreihe bei *Rhinoptera* erinnern. Im Gegensatz zu der Gebissform der letzteren sind aber bereits die Seitenzähne durchaus *Myliobatis*-artig, also sämmtlich etwa von gleich geringer Grösse gegenüber der Mittelreihe.

Die übrigen Eigenthümlichkeiten unserer Form habe ich bereits bei Besprechung der Familie und Gattung in Betracht gezogen. Bemerkt sei nur noch, dass sich an dem Aussenrande der Schwanzflossen dunkele Streifen hinziehen, welche wohl als Farbstreifen zu deuten sind. Der gleichen Deutung unterliegt wohl auch die dunkelere Partie, welche unterhalb des Pectoralgürtels kenntlich ist und sich nach dem Becken zu allmählich verliert. Die Bauchflossen sind klein, ragen aber fast ganz über den Hinterrand der Brustflossen heraus. Die Gliederungslinien der Brustflossenstrahlen sind verhältnismässig dicht, dichter jedenfalls, als in den Flossen der lebenden Myliobatiden zu beobachten ist. Da sich bei diesen letzteren die Flossen sehr bedeutend nach den Seiten strecken, so erklärt sich dieser Unterschied der lebenden Formen gegenüber unserer eocänen Art sehr einfach, da die absolute Zahl der Gliederunglinien sich in beiden Fällen ziemlich gleich bleibt.

Sehr deutlich sind auf Tafel VI die 5 Paar Kiemenbögen mit ihren Strahlen kenntlich, während leider in der photographischen Darstellung der Schwanzstachel, da er der Wirbelsäule aufliegt, sehr undeutlich ist.

Die Länge des ganzen Objectes beträgt 46 cm, wobei zu bemerken ist, dass der Schwanz nur bis zum distalen Ende des Stachels erhalten ist. Die Rumpfscheibe ist 17 cm lang, 24 cm breit und dürfte im Leben kaum wesentlich grösser gewesen sein. Die übrigen Grössenverhältnisse sind wohl am besten aus der Abbildung zu entnehmen.

Das Original und einzig bekannte Exemplar dieser Art befindet sich in der Collection Gazola in Verona.

Wenn ich mir auch der Lückenhaftigkeit und Unzulänglichkeit der vorliegenden Untersuchungen voll und ganz bewusst bin, so glaube ich doch soviel behaupten zu können, dass

1. die Rochen die jüngeren, von den Haien abzuleitenden Selachier sind,
2. dass innerhalb der Rochen zwei Stämme zu unterscheiden sind:
   a) die Centrobatiden mit den Trygoniden, Myliobatiden und Ceratopteriden als Unterabtheilungen und
   b) die Rhinorajiden, bei denen sich wieder verschiedene Differenzierungsrichtungen in den Pristiden, Torpediniden und Rajiden von den Rhinobatiden ableiten lassen.

Dass diese beiden Zweige der Rochen sich unabhängig von einander von den Haien abgezweigt haben, möchte ich zunächst nur als Annahme hinstellen. Unwahrscheinlich ist diese Möglichkeit schon deswegen nicht, weil wir in *Squatina* ja seit alter Zeit einen Typus erkennen, der sich durch Abflachung selbstständig von den Haien abgezweigt hat.

Wenn die Centrobatiden sich selbstständig von den Haien abgezweigt haben, liegt ihr Ausgangspunkt in dem Formenkreise von *Acrodus*, *Asteracanthus* und *Ptychodus*, und der Beginn ihrer Entwicklung in der oberen Kreide, während die Rhinorajiden sicher bis in den Jura zurück zu verfolgen und in nahe Beziehung zu den Vorfahren der Spinaciden zu bringen sind.

Die Haie.

Das Material von Haien, welches vom Monte Bolca vorliegt, ist sehr dürftig gegenüber dem der Rochen. Es haben sich nur einige Vertreter von Carchariden und ein Vertreter der Scylliden gefunden, welche bei ihrer Verwandtschaft untereinander zu weitergehenden Betrachtungen über die Phylogenie der Haie keine Veranlassung boten. Ich habe mich deshalb darauf beschränkt, der Beschreibung der einzelnen Formen einige Betrachtungen über das Auftreten und die nächsten Verwandtschaftsbeziehungen der in Betracht kommenden Familien und Gattungen voranzuschicken.

Carcharidae.

Die Carchariden bilden eine der jüngsten Familien der Selachier, da sie nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse mit Sicherheit erst im Tertiär nachzuweisen sind. Im Eocän erscheinen vereinzelt seltene Vertreter, und erst vom Miocän an gewinnen sie an Bedeutung, sowohl was Formenreichthum wie Individuenzahl betrifft.*) Vom Miocän an aber erlangen sie unter den spindelförmigen Selachiern derart das Uebergewicht, dass sie heute alle anderen Familien zusammengenommen an Individuenzahl und fast auch an Artenreichthum überflügeln. Nach Günther's Catalog stehen den 59 Arten von Carchariden nur 67 Arten aller übrigen, spindelförmigen Selachier gegenüber. Eine derart ausserordentliche Entwicklung innerhalb so kurzer Zeit dürfte bei relativ constanten Thieren, wie es die sehr beweglichen Hochseefische und gerade die Selachier sind, fast einzig dastehen; und dieser Vorgang gewinnt insofern noch ein weit höheres Interesse, als mit ihm der Rückgang der Lamniden zusammenfällt. Die letzteren sind heute auf wenige Arten beschränkt, während sie in der oberen Kreide und im unteren Tertiär bis zum Miocän noch mindestens ebenso dominierten, wie jetzt die Carchariden. Man kann also sagen, dass die Lamniden von den

*) Von Hasse wird als zweifelhaft ein Wirbel aus dem Körper von Ilminster erwähnt. Der Umstand, dass aus so alten Schichten auch nicht eine Spur von Carcharidenzähnen bekannt geworden ist, macht es mehr als wahrscheinlich, dass jene Zweifel an der Bestimmung sehr berechtigte sind. *Notidanus orpianus* Winkler (Archiv du Museum Teyler Vol. IV, pag. 12), welcher von A. Smith Woodward (Catalogue of the fossil fishes of the British Museum. Part I, pag. 436) zu *Carcharias* bezw. *Scoliodon* gestellt wurde, gehört unzweifelhaft nicht zu den Carchariden, sondern ist ein echter *Acanthias*. Er stammt aus dem Heersien von Orp le Grand, Belgien. Die von Reuss aus der böhmischen Kreide beschriebenen (Versteinerungen der böhmischen Kreideformation, pag. 100) Carcharidenzähne, gehören soweit mir solche vorlagen, zu Lamniden.

Carchariden abgelöst oder verdrängt worden sind. Diese Thatsache ist ebenso unbestreitbar, wie auffallend.

Der Fall, dass eine Thierabtheilung von einer anderen, in den gleichen Verhältnissen lebenden verdrängt wird, ist im Haushalt der Natur oft genug eingetreten. Aber in solchen Fällen zeigt sich in der Regel, dass die verdrängten Thiere einem wesentlich niedriger organisierten Stamme angehörten und nur deshalb nicht früher vom Schauplatz zurücktraten, weil ihnen keine Concurrenz erwachsen war, und dann nimmt jene Verdrängung in der Regel einen ziemlich bedeutenden Zeitraum in Anspruch. Hier, bei den Carchariden aber liegt der Fall so, dass nicht nur die Verdrängung ungemein schnell vor sich geht, sondern auch, dass die Verdränger derselben Ordnung von Thieren angehören wie die Verdrängten und auf den ersten Blick eine wesentlich höhere Organisationstufe nicht erkennen lassen.

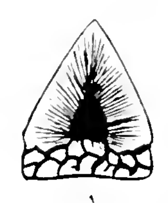
Dass aber nur eine solche die Ursache der Verdrängung der einen Familie durch die andere sein kann, liegt auf der Hand. Denn welche Umstände sollten sonst die eine Familie begünstigt, die andere allein geschädigt haben, da beide unter ganz gleichen Lebensbedingungen leben und in der Thierwelt gefährliche Feinde kaum besitzen? Die Ursachen müssen daher in den Thieren selbst, bezw. in ihrer Organisation zu suchen sein.

Es scheint, dass es wesentlich drei Faktoren sind, welche für die Lebensweise und damit für die Organisationshöhe der verschiedenen Haie bestimmend sind: 1. das Gebiss; 2. die Schwimmfähigkeit; 3. die Ausbildung des Gehirnes und speciell des Sehvermögens. Wir werden also besonders diese drei Punkte ins Auge zu fassen und zu prüfen haben, ob wir aus denselben den Schluss ziehen dürfen, dass die Carchariden höher organisiert sind als die Lamniden.*)

Vergleichen wir zunächst das Gebiss der Carchariden mit dem der Lamniden, so finden wir einen durchgreifenden Unterschied beider darin, dass die Zähne der Carchariden aus Pulpodentin, die der Lamniden aus Vasodentin bestehen. Da wir in allen übrigen Punkten, der allgemeinen Form, der Zähnelung der Ränder, der Stellung und Anordnung der Zähne, in beiden Familien die grössten Schwankungen, aber in den gleichen Richtungen und Grenzen, antreffen, so werden wir dem oben genannten Unterschiede, als dem einzig durchgreifenden, das Hauptgewicht beilegen müssen. Schematisch gezeichnet stellt sich dieser Unterschied folgendermassen dar (siehe Textfigur 35). A stelle einen Zahn von *Carcharias*, B einen solchen

*) Von dem Fortpflanzungsvermögen, von dem wir nur sehr wenig wissen und vor Allem nichts, was uns zu solchen Vergleichen Material böte, werden wir absehen dürfen, weil sich bei der nahen Verwandtschaft und gleichen Lebensweise der Familien voraussichtlich wesentliche Unterschiede in diesem Punkte nicht ausgebildet haben dürften.

von *Carcharodon* im Längsschliff vor. A besitzt in der Mitte der Krone eine sackförmige Pulpa, von welcher alle Dentinröhrchen ausstrahlen. Bei B sehen wir den Zahnkeim in ein Netzwerk grober Kanäle aufgelöst; die Dentinröhrchen strahlen zwar rings von jedem dieser Kanäle aus, bilden aber nur einen dünnen Dentinmantel um den inneren Kern mit den gröberen Kanälen. Die härtere und deshalb widerstandsfähigere Substanz ist das Dentin, d. h. die Zone, welche nur von Dentinröhrchen durchzogen ist. Ein Lamnidenzahn, dessen Dentinmantel abgenützt ist, hat nur noch wenig Widerstandskraft und erscheint dann gewöhnlich bis auf die Wurzel abgerieben. Es kommt also wesentlich darauf an, wie dick der Dentinmantel ist, und es liegt hiernach auf der Hand, dass ein Carcharidenzahn (A) widerstandsfähiger sein muss als ein Lamnidenzahn (B), weil bei ihm der concentrierte Zahnkeim als Pulpa nur einen geringen Raum in der Mitte des Zahnes einnimmt, und der grösste Theil des Zahnes aus Dentin besteht. Eine Lamnide muss daher, um den Nachtheil auszugleichen, verhältnismässig grosse Zähne haben (vergl. *Carcharodon*), während die Carchariden schon mit verhältnismässig kleinen Zähnen den gleichen Erfolg erzielen.



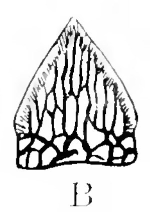


Fig. 35. Schematischer Längsschnitt durch einen Carcharidenzahn (A) und einen Lamnidenzahn (B).

Die Entwicklungshöhe der Sinnesorgane bei Selachiern zu vergleichen und speciell über das Sehvermögen in den einzelnen Abtheilungen ein vergleichendes Urtheil zu erlangen, ist deshalb schwierig, weil die Sinnesorgane und namentlich die Augen der Selachier ihren eigenen Entwicklungsweg gegangen sind und es auf diesem im Allgemeinen zu einer solchen Vollkommenheit gebracht haben, dass wesentliche Unterschiede in der Höhe der Differenzierung einzelner kaum augenfällig werden.

Wir wissen aber, dass bei Carchariden der Ramus ophthalmicus eine viel grössere Selbstständigkeit erlangt als bei Lamniden und auch in anderer Hinsicht das Auge der Carchariden extreme Differenzierungen aufweist*); wir müssen ferner annehmen, dass der Erwerb einer Nickhaut bei den Carchariden eine höhere Entwicklung des Auges bedeutet, und werden schliesslich auch aus der relativ sehr grossen Entwicklung ihres Gehirns bezw. der Grösse der Schädelkapsel den Schluss ziehen dürfen, dass die Carchariden hinsichtlich der Sinnesorgane, besonders der Augen, die höchst entwickelten Selachier sind.

Da wir für den gleichen Schluss bei Lamniden keine Belege haben, so

*) Hans Virchow: Über die Augengefässe der Selachier. Sitzungs-Berichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin. 1893. pag. 33.

werden wir annehmen dürfen, dass dieselben den Carchariden auch in diesem Punkte nachstehen.

Betrachten wir den dritten Punkt, die Schwimmfähigkeit, welche sich nur aus zwei Faktoren zusammensetzen kann. Der eine wird die bewegende Kraft, der andere der bewegte Stoff, hier also die Form und Masse des Körpers, sein. Da die allgemeine Körperform und naturgemäss auch das Körpergewicht sich in beiden Familien etwa in den gleichen Grenzen der Mannigfaltigkeit hält, so wird ein Unterschied beider Familien nur in dem bewegenden Faktor zu suchen sein, und dieser ist bei allen spindelförmigen Selachiern fast ausschliesslich der Schwanz.

Hinsichtlich dieses Organes zeigt sich nun insofern ein sehr bemerkenswerthes Faktum, als die Carchariden zum Theil im Eocän noch den niedriger differenzierten Scyllidentypus des Schwanzes besitzen, während gegenwärtig alle echten Carchariden, auch die Nachkommen jener scyllidenartigen Formen, insofern einen höher differenzierten Schwanz haben, als sich bei ihnen ein unterer dreieckiger Schwanzlappen ausgebildet hat. (Vergl. Tafel VIII.) Letzteren besitzen nun freilich auch einige jüngere Lamniden, wir können also nicht sagen, dass diese in diesem Punkte den Carchariden nachstünden, aber wir sehen doch, dass die heute dominierenden Carchariden auch in diesem Organ die höchste Entwicklung zeigen, im Gegensatz zu ihren Vorfahren, welche die genannte Differenzierung des Schwimmorganes im Eocän zum Theil noch nicht besassen. (Vergl. Tafel VII.)

Aus Alledem ergiebt sich sonach, dass die Carchariden in den für die Organisationshöhe ausschlaggebenden Punkten die höchste Differenzierung besitzen und in zweien dieser Punkte den Lamniden entschieden überlegen sind. Wir werden also in der That in dieser Überlegenheit die Ursache des schnellen Überhandnehmens der Carchariden und der Verdrängung der Lamniden erblicken dürfen.

Was die phyletischen Beziehungen der Carchariden und demzufolge ihre Stellung im System betrifft, so glaube ich, dass wir ihre nächsten Verwandten in den Scylliden zu suchen haben. Mit diesen sind die Carchariden durch verschiedene Formen, wie namentlich *Triacis, Triaenodon, Leptocarcharias* verbunden, die man vielleicht nicht unzweckmässig mit *Mustelus* in eine besondere Familie vereinigen könnte.

Ihrem Bau, wie ihrer geologischen Verbreitung nach erweisen sich die Scylliden als die ältesten dieser Formen: sie treten im Jura auf und sind dann, wenn auch spärlich, in den jüngeren Schichten verbreitet. Von den

obengenannten Übergangsformen zu den Carchariden gehören schon wegen der geringen Grösse fossile Zähnchen zu den grössten Seltenheiten. Ich besitze in meiner Sammlung nur von *Triacis* gut erhaltene Zähne und zwar aus dem Falunien von Barbontane in Frankreich; dieselben dürften identisch sein mit *Scyllium acre* Probst*) aus dem Miocän von Baltringen, von dem ich Herrn Pfarrer D. Probst einige Exemplare verdanke, die ich nun ebenso wie die obengenannten als *Triacis acer* Probst sp. bezeichnen möchte. Während sich die Zahnform dieser Gattung noch unmittelbar an *Scyllium* anschliesst, scheinen *Triaenodon* und *Leptocarcharias* von hier aus den Übergang zu *Galeus* und anderen Carchariden zu bilden. Fossile Zähne eines *Mustelus* besitze ich aus dem Bruxellien von Woluwe St. Lambert.

Die höhere Differenzierung der Carcharidenformen gegenüber den Scylliden documentiert sich äusserlich darin, dass sie eine Nickhaut erwerben, dass ihre vordere Rückenflosse nach vorn bis in die Höhe der Brustflossen rückt, und dass sich wenigstens bei den typischen Carchariden ein vorderes Schwanzsteuer zur Erhöhung der Schwimmfähigkeit ausbildet. In letzterer Hinsicht finden wir also keinen durchgreifenden Unterschied und auch dem Vorrücken der vorderen Rückenflosse werden wir eine höhere phyletische Bedeutung nicht beimessen können, um so weniger, als sich in anderen Familien der gleiche Vorgang als Analogon findet.**) So bleibt also nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse als durchgreifendes Merkmal wesentlich das Vorhandensein oder der Mangel einer Nickhaut. Dieses Merkmal entzieht sich naturgemäss der palaeontologischen Beobachtung, und es wäre sehr wohl möglich, dass die lebenden Formen in der That sämmtlich hierin scharf geschieden wären. Daraus würde aber das Vorhandensein früherer Übergänge in keiner Weise abgeleugnet werden können, da die Carchariden allein jene Nickhaut erworben haben, und es fragt sich überdies, ob nicht vergleichend anatomische, oder embryologische Studien auch hier eine Brücke zwischen Scylliden und Carchariden schaffen würden. Wie dem aber auch sei, jedenfalls müssen die Carchariden ihre Nickhaut, die kein anderer Selachier besitzt, erst erworben haben, und während dieser Umstand also phylogenetisch nichts beweist, sprechen zahlreiche Umstände, von denen hier nur die allgemeine Körpergestalt, der sklerospondyle Bau der Wirbel, die Form

*) J. Probst: Beiträge zur Kenntniss der fossilen Fische aus der Molasse von Baltringen. Württembergische naturwissenschaftliche Jahreshefte. Band XXXV. 1879. pag. 171. Taf. III, Fig. 27.

**) Die alten Lamnidengattungen *Scapanorhynchus* und *Odontaspis* aus der oberen Kreide besitzen noch einen Schwanzbau wie *Heptanchus* und tragen die erste Rückenflosse ziemlich weit hinten, während bei den jüngeren Lamniden die erste Rückenflosse auf die Mitte der Körperspindel rückt und ein wohl ausgebildetes vorderes Schwanzsteuer zur Entwicklung gelangt.

der Schädelkapsel und deren Nervenaustritte, sowie die Anatomie des Flossenskelets*) und vor Allem die directen Übergänge in dem morphologischen und histologischen Bau der verkalkten Hartgebilde für eine Abzweigung der Carchariden von den Scylliden erwähnt seien.

Bei der Seltenheit fossiler Carcharidenreste und bei deren ungeheurer Mannigfaltigkeit in der Gegenwart ist es schwer, über die ausserordentlich schnell vor sich gegangene phylogenetische Entwicklung innerhalb dieser Familie befriedigende Anhaltspunkte zu gewinnen.

Für die Verwerthung des palaeontologischen Materiales ist es indess von höchster Bedeutung, dass die systematischen Trennungen innerhalb der Carchariden wesentlich auf die Unterschiede im Gebiss basiert sind. Unter diesen Umständen lässt sich das fast ausschliesslich aus Zähnen bestehende fossile Material, wenigstens soweit dies überhaupt thunlich ist, phylogenetisch verwerthen.

Müller und Henle hatten in ihrer Beschreibung der Plagiostomen die Gattung *Carcharias* in folgender Weise eingetheilt:

„Erste Untergattung. *Scoliodon*. N.

Zähne im Ober- und Unterkiefer gleich, ausgenommen dass im Oberkiefer immer ein unpaariger Mittelzahn steht, der im Unterkiefer fehlt, schneidend, mit ganz nach aussen gewandter Spitze, ohne Zähnelung. Der äussere Theil der Basis bildet einen stumpfen Absatz, entweder ohne oder mit leichter Einkerbung. Die zweite Rückenflosse steht gerade über der Afterflosse oder über dem hintern Ende derselben. Deutliche Schwanzgrube an der obern und untern Seite. Schuppen klein, dreikielig. Der Dottergang des Embryo ist mit Zotten besetzt.

Zweite Untergattung. *Physodon* Valenc.

Unterscheidet sich von *Scoliodon* nur durch die Zähne und die Stellung der ersten Rückenflosse. Die Zähne sind im Allgemeinen wie bei *Scoliodon*, im Ober- und Unterkiefer mit schiefer Spitze und einem Absatz an der äusseren Seite, ohne Zähnelung, aber sie sind dicker und weniger schneidend, die Spitzen schlanker und länger. Im Oberkiefer ein gerader Mittelzahn, im Unterkiefer zwei kleine gerade Mittelzähne. Die folgenden zwei

*) C. Gegenbaur: Brustflossen der Fische. Leipzig 1865. pag. 142.

Zähne jeder Seite sind lange, hakenförmige Spitzen auf dicker, rundlicher, nach aussen von der Spitze abgesetzter Basis, im Querdurchschnitt rundlich, viel grösser als die folgenden. Erste Rückenflosse dicht vor den Bauchflossen, die zweite unter der Afterflosse.

Dritte Untergattung. *Aprion.*

Die Zähne des Ober- und Unterkiefers ungezähnelt, die Oberkiefer-Zähne gerade oder wenig nach aussen geneigt, die Unterkiefer-Zähne gerade, beide mit verhältnismässig schmaler Spitze auf breiter Basis.

Vierte Untergattung. *Hypoprion.*

Die Basis der Zähne des Oberkiefers ist auf der äusseren Seite oder auf beiden Seiten gezähnelt oder stark gezackt. Die Spitze der Oberkiefer-Zähne so wie Spitze und Basis der Unterkieferzähne ganz glatt.

Fünfte Untergattung. *Prionodon.*

Zähne entweder im Oberkiefer oder in beiden Kiefern an beiden Seiten fein gezähnelt, schief stehend oder gerade, dreiseitig oder mit schmaler Spitze auf breiter Basis. Fast immer steht im Unterkiefer ein unpaarer Mittelzahn. Dottergang der Embryonen glatt, ohne Zotten."

Um die systematische und besonders phyletische Bedeutung der im Folgenden angenommenen Gattungsnamen verständlich zu machen, muss ich das vorliegende Capitel über die Zähne der Carchariden einflechten, zumal die palaeontologischen Reste von Carchariden bisher noch nicht in den Kreis derartiger Betrachtungen gezogen worden sind.

Dass die Zähne, wie überhaupt alle ectodermalen Verkalkungen der Carchariden ausschliesslich aus Pulpodentin bestehen, unterscheidet dieselben von denen der meisten Selachier und, wie oben erwähnt, besonders von den ihnen äusserlich oft sehr ähnlichen Gebilden der Lamniden. Einem Vergleich der Zähne von Lamniden und Carchariden lassen sich interessante Belege für Convergenzerscheinungen entnehmen.

In Betreff der Gestalt der Gebisse sei zunächst bemerkt, dass bei den lebenden Carchariden in der Regel zu gleicher Zeit nur eine Zahnreihe im Gebrauch ist, wie dies in gleicher Weise, ja zum Theil noch ausgeprägter, bei Spinaciden und Notidaniden der Fall ist, während viele Scylliden, *Mustelus*, die Cestracioniden und die Rochen den entgegengesetzten Typus repräsentieren, bei dem zugleich mehrere, oder zahlreiche Längsreihen des Gebisses in Funktion sind. Im ersteren Falle, wenn nur eine Reihe Zähne im Gebrauch ist, haben wir ein schneidendes Gebiss; im anderen Falle, wo

mehrere Zähne in den Querreihen hintereinander stehen, haben wir entweder ein reissendes Gebiss, wenn die Zahnspitzen einwärts gekrümmt sind, wie bei Scylliden, *Chlamydoselachus*, *Squatina* und den meisten Lamniden, oder ein zermalmendes Gebiss, wenn die Zahnspitzen rudimentär geworden sind, wie dies bei *Mustelus*, den Cestracioniden und den meisten Rochen der Fall ist.

Zwischen diesen Typen existieren natürlich Übergänge, aber meistens finden wir doch, je nach der Lebensweise, den einen dieser Typen mehr oder weniger scharf ausgeprägt, ausser bei *Notidanus* und einigen Spinaciden, bei denen beide Typen combiniert sind, indem vorn Reisszähne, seitlich Schneidezähne oder, wie bei *Heterodontus*, Kauzähne stehen.

Der schneidende Charakter des Gebisses nun, wie er also unter Anderem für die Mehrzahl der lebenden Carchariden typisch ist, beruht auf einer flachen Verbreiterung des einzelnen Zahnes. Dieselbe betrifft nicht nur die Krone, sondern auch die Wurzel. Die Krone erhält dabei scharfe Seitenkanten, welche in weiterer Differenzierung gekerbt sein können; die Wurzel verliert die charakteristische Theilung in zwei nach vorn und aussen gerichtete Flügel.

Bei den Carchariden zeigt einen solchen Charakter des Gebisses besonders ausgeprägt die Gattung *Galeocerdo*, bei welcher im Ober- und Unterkiefer sämmtliche Zähne flach verbreitert sind. Bei anderen Formen, wie *Hemipristis* (= *Dirhizodon* Klunzinger), *Galeus*, *Hemigaleus*, zeigen die Zähne auf den Seiten der Kiefer zwar den gleichen Charakter, vorn aber an der Symphyse stehen einige Reisszähne in mehreren Querreihen hintereinander. Bei den Carchariden im engeren Sinne finden wir alle Übergänge von dem schneidenden zu dem reissenden Gebisstypus. Während sich bei *Scoliodon* noch ausschliesslich Schneidezähne finden, zeigen sich bei *Prionodon* bisweilen nur Reisszähne, so namentlich bei *Prionodon oxyrhynchus*, wo dieselben dann in mehreren Querreihen hintereinander stehen.

Ferner macht sich hier meist ein auffallender Unterschied zwischen den Zähnen des Ober- und des Unterkiefers geltend. Die des Oberkiefers sind ausnahmslos flacher als die des Unterkiefers; in ersterem tritt der schneidende, in letzterem mehr der reissende Typus hervor. Hierin zeigen die Carchariden also das umgekehrte Verhalten wie die Spinaciden, bei denen da, wo sich überhaupt eine verschiedene Differenzierung der Zähne geltend macht, wie bei *Centrophorus*, *Centrina* und *Scymnus* die Reisszähne im Oberkiefer angebracht sind. Diese Unterschiede müssen zweifellos in einer verschiedenen Nahrungsaufnahme ihren Grund haben: die Carchariden müssen ihre Beute mehr mit dem Unterkiefer, die genannten Spinaciden mehr mit dem Oberkiefer erfassen. Wahrscheinlich wird hierbei die verschiedene Entwicklung

des Schwanzes, auf dem die Schwimmfähigkeit beruht, in erster Linie maassgebend sein.

Bei den Carchariden erschwert jene Verschiedenheit der Zähne im Ober- und Unterkiefer die specifische Bestimmung einzelner Zähne ungemein, weil häufig die Zahnformen des einen Kiefers einer Art im entgegengesetzten Kiefer einer nahe verwandten Art wiederkehren. Man muss sich infolge dessen zunächst immer klar zu machen suchen, ob man es mit einem oberen oder einem unteren Zahne zu thun hat. Eine Entscheidung hierüber ist zwar nicht immer möglich, aber im Allgemeinen machen sich doch die Zähne des Unterkiefers durch einen gedrungenen, kräftigen Ansatz der Krone kenntlich.

Auf die Kerbung der Seitenkanten hat man unstreitig einen viel zu hohen systematischen Werth gelegt, indem man allein daraufhin *Carcharias* in Untergattungen trennte. Es liegt auf der Hand, dass eine solche Differenzierung überall und sehr leicht eintreten kann, und dass es vielfach nicht möglich sein wird, einen sehr schwach gekerbten Rand von einem ungekerbten principiell zu unterscheiden. Aus Alledem müssen sich Inconsequenzen entwickeln, wie solche thatsächlich bestehen. So hat z. B. *Prionodon glyphis* M. & H. fein gekerbte Zähne im Unterkiefer, der miocäne Verwandte dieser Form *Prionodon* (*Glyphis* AGASSIZ*) *hastalis* Ag. sp. hat aber nur glatte Zähne, so dass man ihn nach der bisherigen Systematik in eine andere Gattung zu stellen hätte als seinen recenten Nachkommen, an dessen Zähnen sonst keinerlei Unterschiede zu bemerken sind. Wichtiger ist schon in systematischer Hinsicht das Vorkommen von Nebenzähnchen, weil ihre Ausbildung eine längere Differenzierung voraussetzt. Auch die aus einer starken Kerbung hervorgegangenen Neben- bezw. Randzähnchen können wieder ihrerseits fein gekerbt sein, wie z. B. bei den jüngsten Arten von *Galeocerdo*.

Wenn wir auf Grund der Zähne die geologische Verbreitung der einzelnen Gattungen von Carchariden von der Gegenwart aus rückwärts verfolgen**), so müssen wir natürlich die Grenzen, innerhalb deren die recenten Formen variiren, nicht allzusehr erweitern, wie dies z. B. mit Gattungsbegriffen wie *Galeocerdo* geschehen ist. *Galeocerdo* findet sich im Pliocän von Orciano bei Pisa, und zwar in der lebenden Art *Galeocerdo Rayneri*, welcher gegenwärtig auf die indischen und besonders australischen Meere beschränkt ist. Im Miocän

*) AGASSIZ erhob *Glyphis* wegen der charakteristischen Zahnform zu einem eigenen Genus, dessen Name aber unstatthaft ist, da er bereits für eine Helicidengattung verbraucht war.

**) Ich lege den nachstehenden Angaben wesentlich das Material zu Grunde, welches sich in meiner Privatsammlung befindet.

finden sich noch Formen, die den 3 lebenden Arten sehr nahe stehen, daneben aber, und namentlich im älteren Miocän und Oligocän, Formen, die sich von den genannten durch schwächere Zähnelung und durch schlankere Form und geraden Vorderrand der Hauptspitze unterscheiden. Aus unzweifelhaften* Eocän-Ablagerungen sind mir echte *Galeocerdo*-Zähne nicht mehr bekannt; die letztgenannten Arten von *Galeocerdo* leiten uns aber unmittelbar zu Formen über, die später bei der Gattung *Alopiopsis* besprochen werden sollen. Dieselben weichen von *Galeocerdo* besonders dadurch ab, dass ihr gerader Vorderrand an der Hauptspitze stark einwärts gekrümmt ist, dass die Hauptspitze dadurch schief verbogen erscheint, dabei aber sehr schlank und auswärts gerichtet ist, und dass die Flügel des Zahnes auswärts gekrümmt sind, während sich die Wurzel unter der Hauptspitze kräftig verdickt. Auch der Habitus des ganzen Gebisses von *Alopiopsis* muss ein anderer gewesen sein als der von *Galeocerdo*, da die Zähne nicht alle gleich, sondern die vorderen viel mehr aufgerichtet waren als die seitlichen, bei denen sich, wie bei *Galeocerdo*, die Hauptspitze stark nach hinten überneigt.

Dieser im Eocän verbreitete Typus leitet gleichzeitig zu *Scoliodon* über und scheint durch diese Form mit *Carcharias* verknüpft, in welcher die Differenzierungen aber dann so schnell vor sich gehen, dass es unmöglich erscheint, auf Grund des lückenhaften Materials hier weitere phyletische Studien anzustellen. Das scheint allerdings sicher, dass *Aprionodon* und *Hypoprion* nur Durchgangsstadien für *Prionodon* sind. Bemerkt sei ferner, dass *Zygaena* wahrscheinlich schon während der Trennung von *Alopiopsis*, *Scoliodon* und *Carcharias* sich selbstständig abgezweigt hat, da ihre Zähne die Merkmale der genannten Formen vereinigen. Dass die Mehrzahl der fossilen Carcharidenzähne als *Sphyrna* (= *Zygaena*) bezeichnet worden ist, halte ich nicht für gerechtfertigt. Ich kenne zumal im Hinblick auf die Altersunterschiede bei *Zygaena* keine Zahnform, die sich nicht auch bei anderen Carchariden, namentlich in der Jugend bei *Scoliodon*, wiederfände. Solange wir die ausschlaggebende Eigenthümlichkeit dieser Form, den Kopf, nicht kennen, scheint es daher nicht berechtigt, fossile Zähne ohne Weiteres zu *Zygaena* zu stellen. Dass dies so häufig geschehen ist, liegt wohl eben daran, dass *Zygaena* die Merkmale älterer Carcharidenzähne vereinigt und überdies ein in Sammlungen sehr verbreiteter und leicht kenntlicher Fisch ist. Als besten Beweis, wie ähnlich derartige Zähne einander sind, führe ich an, dass selbst ein

*) Die aus den Phosphoriten von Süd-Carolina stammenden Fossilien werden gewöhnlich in das Eocän gestellt. Wie die amerikanischen Geologen annehmen, sind die Phosphorite sehr verschieden tertiären Alters. Dies kann ich nach dem Studium der in amerikanischen Sammlungen aufgespeicherten Selachierreste nur bestätigen; der grösste Theil derselben kommt in anderen Gebieten in oligocänen und zum Theil in miocänen Schichten vor.

so vorzüglicher Fischkenner wie A. GÜNTHER im British Museum ein vollständiges Gebiss einer erwachsenen *Zygaena* als *Carcharias* sp. bezeichnet hatte.

Ein Formenkreis von Carchariden scheint sich vom Eocän an ziemlich selbstständig erhalten zu haben, mindestens lässt er sich leicht bis dahin verfolgen*), ich meine die Gattung *Galeus* und ihre Verwandten. Ob die hier allein zu berücksichtigenden Zähne Formen angehörten, die auch sonst sich dem Typus von *Galeus* unterordneten, ist freilich eine andere Frage und im Hinblick auf die später zu beschreibenden Gattungen *Protogaleus* und *Pseudogaleus* sogar unwahrscheinlich, aber diese Möglichkeit darf uns zunächst von dem phyletischen Studium der zugänglichen Reste nicht abhalten. Die Eigenthümlichkeiten des Gebisses sind jedenfalls constanter als die Form und Stellung der Flossen und deshalb systematisch wichtiger als diese.

Die hier wesentlich auf Grund odontologischer Studien gewonnenen Resultate lassen sich leicht in Übereinstimmung bringen mit denen, die HASSE auf Grund des Baues der Wirbelsäule gewann. Auch dieser Autor leitet die Carchariden von Scylliden ab, nur betrachtet er weniger *Triacis* und *Triaenodon* als Zwischenformen zwischen beiden Familien als *Hemigaleus* und *Galeus*. In Betreff des letzteren hebt er hervor**), dass auf Grund der Wirbelsäule kaum eine systematische Trennung von *Galeus* und *Carcharias* zu rechtfertigen sei. Die Gattung *Hemigaleus* macht er zum Typus einer besonderen Familie und betrachtet sie als Übergangsform von den Scylliden zu den Carchariden***).

Wenn er freilich als Beleg für das höhere Alter der Hemigaleiden anführt†), dass dieselben bereits in der mittleren Kreide durch die Gattungen *Galeocerdo* und *Corax* vertreten waren, so beruht das auf einen Irrthum, da *Galeocerdo* erst im Tertiär auftritt und *Corax* zu den Lamniden gehört.

Was er über das Gebiss von *Hemigaleus* sagt, kann ich insofern voll bestätigen, als sowohl bei *Hemigaleus macrostoma* wie bei *Hemigaleus microstoma* ein Übergang von dem Scyllidentypus zu *Galeus* und den Carchariden zu konstatieren ist; insofern aber kann ich ihm nicht folgen, als ich *Hemipristis* (= *Dirhizodon* KLUNZINGER) nicht in direkte Beziehung mit *Hemigaleus* bringen möchte.

Hemigaleus besitzt ein ausserordentlich mannigfaltig zusammengesetztes Gebiss. Zunächst schliesst es sich insofern an den Scyllidentypus an, als im

*) Aus dem Senon von Mastricht beschrieb HASSE (l. c. Besonderer Theil (V.) pag. 266, Taf. XXXVIII, Fig. 8—12) Wirbel von *Galeus*, welche ich auf Grund der mir im hiesigen Museum vorliegenden Originale ebenfalls auf Vorfahren der Carchariden beziehen möchte, ohne aber eine bestimmtere Deutung derselben für gerechtfertigt zu halten.

**) l. c. Besonderer Theil (V.) pag. 268.

***) l. c. Allgemeiner Theil, pag. 53; besonderer Theil (V.) pag. 256.

†) l. c. Allgemeiner Theil, pag. 72.

Unterkiefer zugleich 3—4 Zahnreihen in Gebrauch sind und die Zweitheiligkeit der Wurzel selbst bei den griffelförmigen Vorderzähnen noch vollkommen scharf zum Ausdruck kommt, eine Eigenschaft, die sich bei dem von *Hemigaleus* abzuleitenden *Galeus* erhält, aber bei *Alopiopsis* und *Scoliodon* verkümmert, um bei den von diesen abstammenden *Galeocerdo* einerseits und *Prionodon* andererseits ganz zu verschwinden. Ferner sind bei *Hemigaleus* die Vorderzähne noch ganz aufgerichtet, und nur die Seitenzähne richten im Gegensatz zu denen der echten Scyllien die Spitze stärker rückwärts. Die Vorderzähne bekommen bei dieser Umbildung des Scyllientypus ein ganz eigenartiges Aussehen, sodass ich nicht im Zweifel bin, dass die nebenstehend abgebildeten Zähne aus dem Eocän von Le Auti in Neu-Seeland solche Vorderzähne von *Hemigaleus* sind, die sich nur durch grössere Dimensionen und durch eine feine Längsstreifung an der Krone von dem lebenden *Hemigaleus macrostoma* unterscheiden.*) Diese Längsstreifung ist charakteristisch für die hier als *Hemigaleus striatidens* bezeichnete Art und zugleich in phylogenetischer Hinsicht wichtig, weil eine solche Streifung des Kronenansatzes bei Scyllien sehr gewöhnlich ist, bei Carchariden aber bisher unbekannt war. Auch der Umstand, dass diese Form dem unteren Eocän entstammt erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass *Hemigaleus* der Stammform der Carchariden nahe steht.

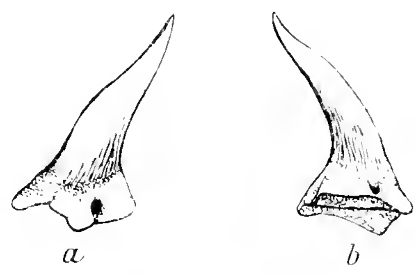


Fig. 36. Ein Zahn von *Hemigaleus striatidens* n. sp. aus dem Eocän von Le Auti, Neu-Seeland 4mal vergrössert, a von aussen, b von der Seite. Original in Coll. JAEKEL.

Die Zähne des Unterkiefers sind bei den lebenden Vertretern von *Hemigaleus* sämmtlich ohne Nebenspitzen und stehen morphologisch etwa in der Mitte zwischen den Seitenzähnen von *Triacis* und *Alopiopsis*. Das Gebiss des Oberkiefers ist als Schneidegebiss entwickelt, indem die Seitenzähne in einer Reihe stehen und flache, breite Schneidezähne sind, an denen hinter der rückwärts gerichteten Hauptspitze mehrere Nebenzähnchen zur Entwicklung gelangen. Diese Zähne werden dadurch denen von *Galeus* sehr ähnlich, erinnern aber bei *Hemigaleus microstoma* durch die starke Wölbung der Vorderkante an *Galeocerdo*. Aber diese Ähnlichkeit ist sicher nur eine äussere, welcher schon durch den Bau der Wurzel eine höhere phylogenetische Bedeutung abgesprochen wird.

Galeus ist im mittleren Eocän verschiedener Tertiärbecken verbreitet. Besonders interessant ist eine Form, auf deren Vorderzähne T. C. WINKLER

*) Bemerkt sei noch, dass auch durch mikroscopische Untersuchung des histologischen Baues und die Lage der Nerven- und Gefässeintritte die systematische Bestimmung dieser Zähne sicher gestellt wurde.

seinen *Galeocerdo recticonus* aufstellte. Schon aus dem numerischen Vorkommen dieser aufrechten und jederseits mit Nebenspitzen versehenen Vorderzähne und der sicher dazugehörigen Seitenzähne, lässt sich der Schluss ziehen, dass diese Art wesentlich durch die grössere Zahl aufgerichteter Vorderzähne von dem lebenden *Galeus canis* verschieden war. Dieser letztere ist mit Sicherheit vom Oligocän und Miocän an nachweisbar.

Eine unzweifelhafte Uebergangsform von *Galeus* zu *Hemipristis* (*Dirhizodon*) bildet *Hemipristis curvatus*, der von W. Dames aus dem Tertiär der westlichen Insel des Birket-el-Querūn in Aegypten beschrieben wurde und sich auch im Tertiär von Alabama wiederfindet. Der typische *Hemipristis* ist dann im Miocän einer der häufigsten Carchariden, gegenwärtig ist er nur aus dem rothen Meer in dem einen Exemplar bekannt, welches von Klunzinger unter den Namen *Dirhizodon elongatus* beschrieben wurde.*) Die durch den älteren Gattungsnamen *Hemipristis* Ag. zu ersetzende Bezeichnung *Dirhizodon* war übrigens insofern treffend gewählt, als in der That die Zweitheilung der Wurzel sehr charakteristisch, allerdings nicht nur für diese Gattung, sondern für die ganze zuletzt besprochene Abtheilung der Carchariden ist.

Die Zähne der bereits mehrfach genannten Gattung *Alopiopsis* lassen sich in obigem Rahmen nicht unterbringen und bilden auch in der That einen besonderen Typus, der die Aufstellung einer besonderen Gattung schon deswegen rechtfertigt, weil derselbe Uebergänge zu verschiedenen der heute lebenden Gattungen aufweist. Da die Zähne an dem Tafel VIII abgebildeten Exemplar im einzelnen nicht vollkommen frei zu legen waren, so habe ich in nebenstehender Figur einen Zahn aus dem belgischen Mitteleocän abgebildet, der, wie ich sicher glaube, derselben oder einer sehr ähnlichen Art angehört, wie der vollständige Fisch aus den gleich alten Schichten Oberitaliens. Da mir jene isolirten Zähne bereits früher aus Belgien bekannt waren, so war ich schon vor Kenntniss des ganzen Fisches vom Monte Bolca geneigt, auf jenen Zahntypus eine neue Gattung zu gründen.



Fig. 37. Ein Zahn von *Alopiopsis* sp. aus dem Eocän (Laekenien) von Gent. Original in Coll. Jaekel.

Die charakteristischen Eigenschaften dieser Zähne bestehen darin, dass die Wurzel und der untere Theil der Krone nicht flach comprimiert, sondern kräftig verdickt ist, dass die eine Spitze auswärts gebogen ist, wobei namentlich die vordere Kante stark einwärts gekrümmt ist, dass ferner die Seitenkanten nicht zu Nebenspitzen differenziert sind, sondern glatt oder mit sehr schwacher Kerbung nach den Seiten der Krone herunter laufen.

Der kräftige Bau der Zähne unterscheidet dieselben von denen des

*) Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien. Bd. XXI. 1871. pag. 664.

lebenden *Scoliodon*, bei welchem sie flach comprimiert sind, mehr noch als dies gewöhnlich bei den Carchariden der Fall ist. Dieser kräftige Bau tritt naturgemäss bei den vorderen Zähnen, bei denen die Spitze mehr vertikal und die Basis kürzer ist, noch deutlicher hervor als bei einem Seitenzahn wie Textfigur 37. Dieser Unterschied unserer Form gegenüber den lebenden Carchariden hat ein nicht unbedeutendes phylogenetisches Interesse, da er augenscheinlich einen ursprünglicheren Typus der Differenzierung des Carchari-dengebisses repräsentiert.

Enger als in obiger Definition möchte ich zunächst durch Hinzufügung weiterer Merkmale den Gattungsbegriff nicht fassen, sondern darunter Zahnformen mit glatten und gekerbten Seitenrändern, Formen mit und ohne hintere Nebenzähnchen vereinigen.

Die hierin beruhenden Verschiedenheiten lassen sich dann zweckmässig zur Unterscheidung von Arten verwerthen. Die dabei möglichen 4 Formen liegen mir thatsächlich vor und sollen an anderer Stelle beschrieben werden.

Um das hier über die Phylogenie der Carchariden Gesagte noch einmal kurz zusammenzufassen, so würde ich also Formen wie *Triacis*, *Triaenodon* und *Leptocarcharias* als eine Familie auffassen, die zwischen Scylliden und Carchariden zu stellen und vielleicht zweckmässig mit dem Namen *Scylliodontidae* zu bezeichnen wäre. *Hemigaleus* würde dann die Reihe der Carchariden eröffnen und direct zu *Galeus* und *Hemipristis* einerseits, andererseits durch *Alopiopsis* zu *Galeocerdo* und durch *Scoliodon* zu *Prionodon* überleiten. Findet man es zweckmässiger, jenen Scylliodonten nicht den Werth einer Familie zu geben, so würde es wohl nothwendig sein, diese neben den Scylliden und Carchariden als Unterfamilien in eine Familie der Scylliocarchariden zu vereinen.

Bei der systematischen Beschreibung der Carchariden vom Monte Bolca macht sich der Umstand in sehr unangenehmer Weise geltend, dass es nicht möglich war und voraussichtlich auch kaum möglich sein wird, die verschiedenen Exemplare unmittelbar mit einander zu vergleichen. Ein solcher Vergleich hätte ermöglicht, die näheren Beziehungen der Formen zu einander genauer festzustellen. Da ich, wie gesagt, die Stücke an verschiedenen Orten studieren musste und eine nachträgliche Revision vorher an anderen Stücken gemachter Beobachtungen nicht mehr angängig war, so sehe ich mich genöthigt, die verschieden erscheinenden Formen auseinander zu halten, ohne auf ihre sonst unerlässliche Beziehung zu einander und ihren lebenden Vertretern einzugehen. Dies ist besonders dadurch erschwert, dass man

bei diesen Formen im Gegensatz zu den oben besprochenen Rochen den Skeletbau kaum erkennen kann und deshalb wesentlich auf die allgemeine Körperform und allenfalls die Form der Zähne und Schuppen bei der Beurtheilung angewiesen ist.

Die nicht unbeträchtlichen Unterschiede, welche an den verschiedenen Formen entgegentreten, nöthigen, dieselben vorläufig in verschiedene Untergattungen unterzubringen. In Betreff der Synonymie bemerke ich zur Orientierung im Allgemeinen noch, dass VOLTA zwei Haie unterschied, die er mit lebenden Arten identificierte; dass die eine dieser Formen (der *Squalus Carcharias* — il pesce lamia VOLTA) später von AGASSIZ *Galeus Cuvieri* benannt wurde, und dass P. LIOY beide unter dem Namen *Alopiopsis plejodon* vereinigte. Dieser letzteren Auffassung schloss sich später auch A. DE ZIGNO an, änderte aber den Namen wieder in *Alopiopsis Cuvieri* um, obwohl der ohne Beschreibung gegebene Name AGASSIZ's auf Priorität keinen Anspruch hat. Bei den durchaus unzureichenden Beschreibungen bezw. Definitionen der einzelnen Formen sind unter diesen Umständen die Prioritätsrechte der verschiedenen Namen fast unentwirrbar, und man wird über die Berechtigung einiger älterer Namen vielleicht verschiedener Ansicht sein können. Es kommt mir hier wesentlich darauf an, die Verhältnisse selbst klar zu stellen.

Pseudogaleus n. g.

Pseudogaleus Voltai n. sp.

Tafel VII.

Squalus fasciatus, VOLTA: Ittiolitologia veronese. 1796 Taf. LXVII. Parte seconda pag. 280.

Der Kopf kurz gerundet, der Körper schlank, allmählich an Dicke abnehmend, der Schwanz schwach, gleichmässig aufwärts gekrümmt, mit langen Flossenkämmen, aber ohne Schwanzsteuer. Die Brustflossen flügelförmig, mit kurzer Basis, lang, dabei schwach rückwärts gebogen und zugespitzt, mit 14 oder 15 kurzen, ungegliederten Knorpelstäben. Beckenflossen kurz, dreieckig, genau in der Mitte des ganzen Körpers und der Brust- und Schwanzflosse. Die erste Rückenflosse kurz hinter den Brustflossen, die kleine zweite Rückenflosse zwischen den Becken- und der Schwanzflosse stehend. Die Analflosse gross, etwas vor der zweiten Rückenflosse stehend. Die Länge der Exemplare beträgt etwa 75—100 cm.

Das bereits von VOLTA abgebildete Original zu Tafel VII befindet sich in der Collection GAZOLA in Verona.

Volta hatte diese Form zwar durchaus kenntlich abgebildet, sie aber mit einem lebenden Hai, den er *Squalus fasciatus*, il barbino, nennt, identificiert. Dadurch wird nach den in der Zoologie gültigen Regeln der Terminologie jener Artname hinfällig, auch wenn man die Form zum Typus einer neuen Gattung erhebt. Ich habe mir erlaubt, sie zu Ehren Volta's zu benennen. Es ist auffallend, dass die späteren Autoren im Gegensatz zu Volta diese Art mit den anderen Carchariden vom Monte Bolca vereinigten, da die Proportionen des Körpers und namentlich das Fehlen eines Schwanzsteuers die Form von *Galeus* und den Carchariden im engeren Sinne unterscheiden und sie mehr einer Form wie *Triacis scyllium* und besonders den echten Scylliden nähern. Ich habe schon früher hervorgehoben, dass der Mangel des Schwanzsteuers ein niederes Entwicklungsstadium kennzeichnet, wie wir es auch bei den Stammformen der Carchariden zu erwarten haben. So sehr ich auch von der Mangelhaftigkeit der hier gegebenen Beschreibung überzeugt bin, so glaube ich doch zu der Deutung berechtigt zu sein, dass die Form eine vermittelnde Stellung zwischen Carchariden und Scylliden einnimmt.

Alopiopsis Lioy.

Alopiopsis plejodon Lioy.

Tafel VIII.

Alopiopsis plejodon, P. Lioy: Sopra alcuni avanzi dei plagiostomi fossili del Vicentino especialmente sull' *Alopiopsis plejodon* Lioy (*Galeus Cuvieri* Ag.); Atti della Società Italiana di Scienze naturali Vol VIII. 1865. Milano, pag. 398. Taf. IV, Fig. 1—4.

Alopiopsis Cuvieri A. de Zigno z. Th. A. de Zigno: Catalogo raggionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 174.

Der Kopf breit gerundet; die Brustflossen flügelförmig mit langer Basis, die Beckenflossen kurz und breit dreieckig; die zweite Rückenflosse auffallend gross, dreieckig, über der Analflosse stehend, die Analflosse sehr klein, zugespitzt; der Schwanz mit grossem scharf abgesetzten vorderen Steuer.*) Die Zähne sehr kräftig, nach innen verdickt, mit langer Kronenbasis und rückwärts und auswärts gerichteter Spitze, deren Seitenkante am Vorderrand stark einwärts gebogen ist. Die Zähne mit glatten Rändern der

*) Unter Schwanzsteuer verstehe ich eine von dem vordersten Theil des unteren Schwanzflossenkammes sich selbstständig abhebende Flosse, die gewöhnlich mit stärkeren Flossenträgern der Wirbelsäule ansitzt und, im Extrem ausgebildet, die Schiffsschraubenform des Schwanzes herbeiführt.

Hauptspitze und 1 bis 3 hinteren Nebenspitzen. Die Schuppen 5 bis 7 Mal längsgerippt, auf ihrer Oberseite schwach gewölbt. Die Analis genau unter der Mitte der zweiten Dorsalis stehend. Der Kopf kurz und breit. Länge 1,40 bis 1,50 m.

Die Zeichnung, welche Lioy von dem Typus seines *Alopiopsis plejodon* giebt, ist freilich so mangelhaft, dass man aus den verschwommenen Umrissen vielleicht mit gleicher Berechtigung auf eine Eidechse wie auf einen Fisch schliessen dürfte. Auch die an sich besseren Abbildungen der Zähne sind insofern mangelhaft, als man an denselben immer nur die Hauptspitze, nicht aber den hinteren Theil des Zahnes erkennt. Immerhin zeigen sie einige charakteristische Eigenthümlichkeiten der Zahnform, und die weitere Angabe, dass das Original 1,51 m lang sei, lässt kaum einen Zweifel darüber bestehen, dass Lioy in der That mit seinem *Alopiopsis plejodon* einen Vertreter unserer Form beschrieb.

Das Original zu Tafel VIII stammt aus den eocänen Kalkschiefern des Monte Postale und befindet sich in der Sammlung Gazola in Verona.

Ein zweites Exemplar befindet sich ebenfalls in der Collection Gazola in Verona, während das Original P. Lioy's in Padua aufbewahrt wird.

Die Form ist erheblich grösser als die übrigen vom Monte Bolca stammenden Carchariden und unterscheidet sich schon dadurch von denen, welche von Lioy und A. de Zigno mit ihr in einer Art vereinigt worden waren.

Galeus Cuvier.

Galeus Cuvieri (Agassiz).

Textfigur 38, pag. 173.

Squalus Carcharias (il pesce lamia), Volta: Ittiolitologia veronese. 1796. Parte seconda pag. 10. Taf. III. Fig. 1.

Galeus Cuvieri, L. Agassiz: Kritische Revision der in der Ittiolitologia Veronese abgebildeten fossilen Fische. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Petrefactenkunde. 1835. pag. 291.

Protogaleus minor, z. Th. R. Molin: Primitiae Musei Archigymnasii patavini. Sitzungs-Berichte der k. k. Academie der Wissenschaften. Band XXXX. Wien 1860. pag. 583.

Alopiopsis Cuvieri (Agassiz sp.), z. Th. A. de Zigno: Catalogo ragionato dei pesci fossili del calcare eoceno di M. Bolca e M. Postale. Venezia 1874. pag. 174.

Nach Ausscheidung der zwei besprochenen Arten bleiben noch einige Carchariden des Monte Bolca übrig, über deren specifische Stellung ich eine absolute Sicherheit nicht gewinnen konnte. Das von Volta l. c. Taf. III abgebildete Exemplar der älteren Collection Gazola kam später nach Paris und

wurde dann von Agassiz mit dem Namen *Galeus Cuvieri* belegt, unter welchem diese Form in der Litteratur Eingang fand. Darüber, dass das in Paris in Platte und Gegenplatte vorhandene Exemplar das Original zu Volta's citierter Abbildung ist, kann zunächst kein Zweifel sein, wovon ich mich in Paris überzeugt habe. Nun hat aber R. Molin l. c. mit dieser Form zwei andere Exemplare vereinigt, welche sich in der Universitäts-Sammlung zu Padua befinden, dieselben für identisch erklärt mit *Galeocerdo minor* Agassiz und für alle diese unter dem neuen Gattungsnamen *Protogaleus* die Bezeichnung *Protogaleus minor* Agassiz sp. vorgeschlagen.

Was nun diese beiden von Molin herangezogenen Exemplare betrifft, so sind dieselben, wie er angiebt, in der Grösse erheblich von einander verschieden.

Das kleinere von beiden, welches in nebenstehender Textfigur abgebildet ist, ist 0,69 m, das andere 1,855 m lang. Molin nimmt nun an, dass die Grössenunterschiede beider Individuen lediglich auf Altersdifferenzen beruhen. Dieser Auffassung, welche auch sonst, wie ich oben hervorhob, bei Beurtheilung fossiler, freilebender Thiere selten zutreffend sein dürfte, kann ich in diesem Falle durchaus nicht beipflichten. Die prismatische Kalkinkrustation des Innenskeletes, welche an dem kleineren Exemplar ebensowohl, wie an dem der Pariser Sammlung sehr wohl entwickelt ist, beweist, dass das kleine Exemplar ein wohl entwickeltes, altes Individuum repräsentiert und folglich nicht eine Jugendform einer $2^{1}/_{2}$mal so grossen Art sein kann. Eine Identität der beiden von Molin vereinigten Formen kann also nicht ohne Weiteres angenommen werden, und da Molin bei seiner Beschreibung zunächst von der grösseren Form spricht und später nicht angiebt, auf welche von beiden er seine Definition basiert, so hat meines Erachtens seine Be-



Fig. 38. *Galeus Cuvieri* (Agassiz) aus dem Eocän des Monte Bolca. Zinkotypie nach der Paduaner Abbildung des Originalexemplares der Universitäts-Sammlung in Padua.

nennung auf Prioritätsrechte keinen Anspruch. Auch eine Identification einer seiner Formen mit einer des belgischen Eocän, von welcher ihm nur Zähne durch Abbildungen bekannt waren, möchte ich ohne unmittelbaren Vergleich mindestens für bedenklich halten.

Von dem grösseren Exemplar der Paduaner Sammlung habe ich bei meinem Besuche leider keine Photographie oder Zeichnung des ganzen Stückes entnommen, so weit aber meine Erinnerungen und Notizen reichen, ist dasselbe ident mit dem grösseren der vorher beschriebenen Carchariden, *Alopiopsis plejodon* Lioy.

Was nun schliesslich das kleinere, vorstehend abgebildete Exemplar der Paduaner Sammlung betrifft, so ist dasselbe fast vollständig erhalten, also wesentlich besser, als das von Volta abgebildete und von Agassiz als *Galeus Cuvieri* bezeichnete. An letzterem ist das Vorderende, also die Rostralgegend, unvollständig erhalten, von den Flossen sind nur die beiden Brustflossen deutlich, der Schwanz fehlt fast ganz. Soweit die Theile erkennbar sind, stimmen sie aber mit Rücksicht auf Lageverschiebungen gut zu den Proportionen der Paduaner Form. Die Rostralgegend ist bei beiden nach vorn verlängert, bei dem Pariser Exemplar allerdings nicht bis zur Spitze erhalten. Die Brustflossen sind schlank, fast sichelförmig rückwärts gekrümmt. Die erste Rückenflosse ist auch bei dem Pariser Exemplar an derselben Stelle angedeutet, wo sie bei dem hier abgebildeten sitzt, nämlich unmittelbar über dem Hinterrand der Brustflossen. Auch die zweite Dorsalis und die Analis scheinen bei dem Pariser Stück an der gleichen Körperstelle, wie an dem Paduaner, übereinander zu stehen. Die terminale Verbreiterung des Körpers an dem Pariser Exemplar entspricht, als Ansatz der Schwanzflosse gedeutet, ebenfalls genau den entsprechenden Verhältnissen des Paduaner Stückes. Auch die Angabe, die ich mir in Paris machte, dass das dortige Individuum, soweit es erhalten ist, 126 Wirbel aufweist, würde ziemlich genau mit dem Paduaner Exemplar in Einklang zu bringen sein. Über die Form der Schuppen und sonstige Einzelheiten konnte ich leider an dem Pariser Stück keine zuverlässige Beobachtung anstellen, da die Betrachtung der etwa 12 Fuss hoch unter Glas an der Wand befestigten Platten trotz des gütigsten Entgegenkommens des Herrn Professor A. Gaudry mit erheblichen Schwierigkeiten verknüpft war. Ich glaube aber nach dem oben Gesagten, dass wir berechtigt sind, bis zum Beweis des Gegentheils, die Identität der Paduaner und der Pariser Form anzunehmen.

Was nun die generische Stellung unserer Form betrifft, so finde ich bei ihr in den wesentlichsten Punkten volle Uebereinstimmung mit den Arten von *Galeus*, sodass ich kein Bedenken trage, sie dieser Gattung unter-

zuordnen. Molin wurde zur Aufstellung der Gattung *Protogaleus* wohl nicht durch das oben besprochene Exemplar, sondern durch die Zahnform des grösseren Individuums veranlasst, welches, wie wir sahen, nicht hierher gehört.

Schwierigkeiten bietet die Benennung unserer Art. Die Volta'sche Bezeichnung lässt sich nicht mit den Regeln unserer Nomenclatur in Einklang bringen. Agassiz's Name ist ohne Beschreibung veröffentlicht, Molin zog verschiedene Formen in einer zweifelhaften Synonymie zusammen, A. de Zigno nahm Agassiz's Artnamen auf, erweiterte aber den Begriff wieder in unberechtigter Weise. Unter diesen Verhältnissen erscheint es das Zweckmässigste, den in der Litteratur eingebürgerten Namen *Galeus Cuvieri* (Agassiz) aufzunehmen und denselben auf die sicher hierher gehörigen Formen der Paduaner und Pariser Sammlung zu beschränken.

Die Grösse wird, wenn man das Pariser Exemplar reconstruirt, ungefähr 70 bis 80 cm betragen haben.

Scyllidae.

Mesiteia Kramberger.

Mesiteia Emiliae KRAMBERGER.

Textfigur 39, pag. 176.

Mesiteia Emiliae, Gorjanovic-Kramberger: Palaeichtyolozki prilozi. Rad. jugoslav. Akad. pag. 54 (45). Taf. III. Fig. 2a—c. — Palaeichthyologische Beiträge. (Societas Historiae naturalis croatica.) Zagreb 1886. pag. 15.

An der zuletzt citierten Stelle giebt Gorjanovic-Kramberger im Auszug folgende Beschreibung dieser Form: „Dieser Fisch ist blos 160 mm lang (es fehlt etwas vom Schwanzstiele); die Kopfbreite beträgt ca. 21 mm. Die Wirbelsäule zählt 93 + X Glieder. Die erste Dorsale hat 24, die zweite 27 + X Strahlen. Die Anale besitzt allein über 60 Strahlen; die Bauchflossen je 19 und die Brustflossen 16 Strahlen."

An die vorstehende Beschreibung dieses Exemplares, welches mir im Original nicht vorlag, möchte ich nur die eine Bemerkung anknüpfen, dass die Gattung *Mesiteia* einen Typus der oberen Kreide und des unteren Tertiärs vorstellt, welcher in mehrfacher Hinsicht eine isolierte Stellung ein-

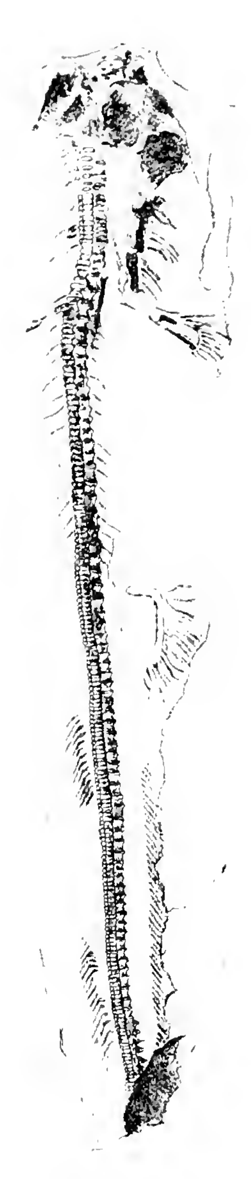


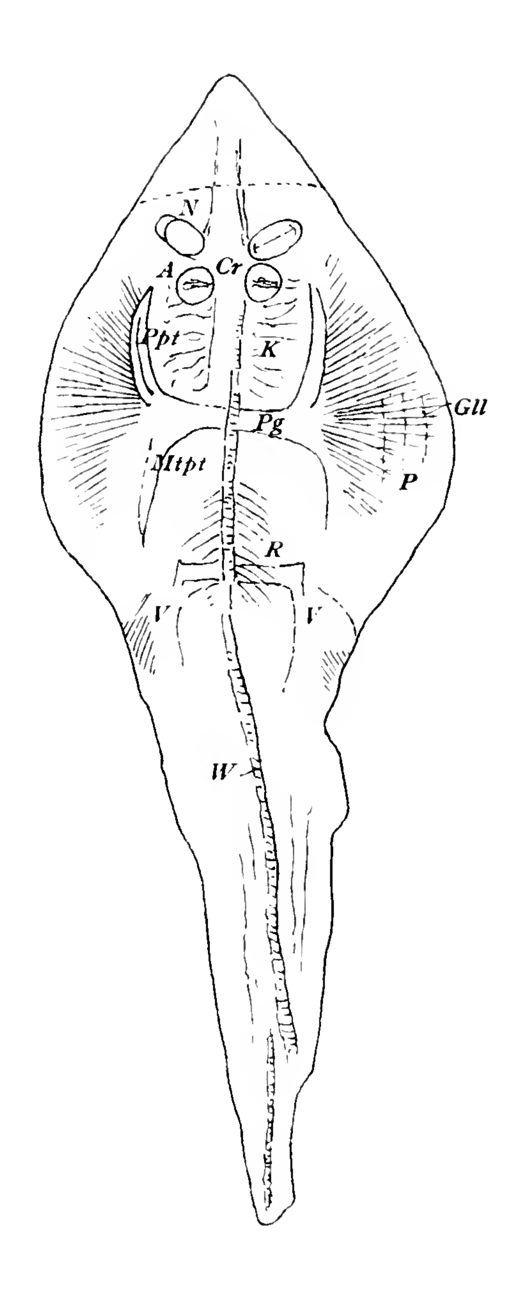
Fig. 39. *Mesiteia Emiliae* Kramberger aus dem Eocän vom Monte Bolca. Copie nach Gorjanović Kramberger in natürlicher Grösse, Original im Museum von Agram.

nimmt. Der gänzliche Mangel von Hautschuppen und das Vorkommen einer Seitenlinie, welche nach der Beschreibung von A. Smith Woodward durch dicht an einander gereihte verkalkte Ringe kenntlich wird, entfernen die Form von den jüngeren Haien. Andererseits erinnert der Skeletbau, namentlich die Form des Schwanzes und die Stellung der beiden Rückenflossen, so sehr an die entsprechenden Verhältnisse der Scylliden, dass man nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse wohl berechtigt ist, die Form diesen anzureihen.

Die Art veranlasste ihren Autor zur Aufstellung der Gattung *Mesiteia*, deren Definition folgendermaassen lautet*): „Körper lang, Kopf kurz, flach mit kleinen polygonalen Plättchen bedeckt. Zähne klein, spitz, in mehreren Reihen (3 [?]). Hinter dem Kopfe vor den Brustflossen ziemlich lange, bandartige Kiemenanhänge. Wirbelsäule gut ossificiert, und besteht aus deutlich getrennten, meist quadratischen Wirbeln. An der Wirbelsäule sind noch längliche, walzenförmige Bögen und auf diesen wieder kleinere Zwischenbögen. Rippen dünn. Neurapophysen schlank, vorne länger als hinten. Haemapophysen breit wie der Wirbel, kurz und dreieckig. Unpaare Flossen nieder und lang, insbesondere die Anale. Die erste Dorsale steht zwischen den Ventralen und der Anale, die zweite Dorsale vor der Mitte der Anale. Die paarigen Flossen gut entwickelt. Alle Flossen besitzen deutliche, flache Strahlen. Knapp vor den Pectoralen steht je ein kräftiger granulierter Dorn. Die Träger der unpaarigen Flossenstrahlen mit denselben verbunden. — Körper wahrscheinlich nackt.“

*) In der deutschen Übersetzung l. c. pag. 14.

TAF. I.



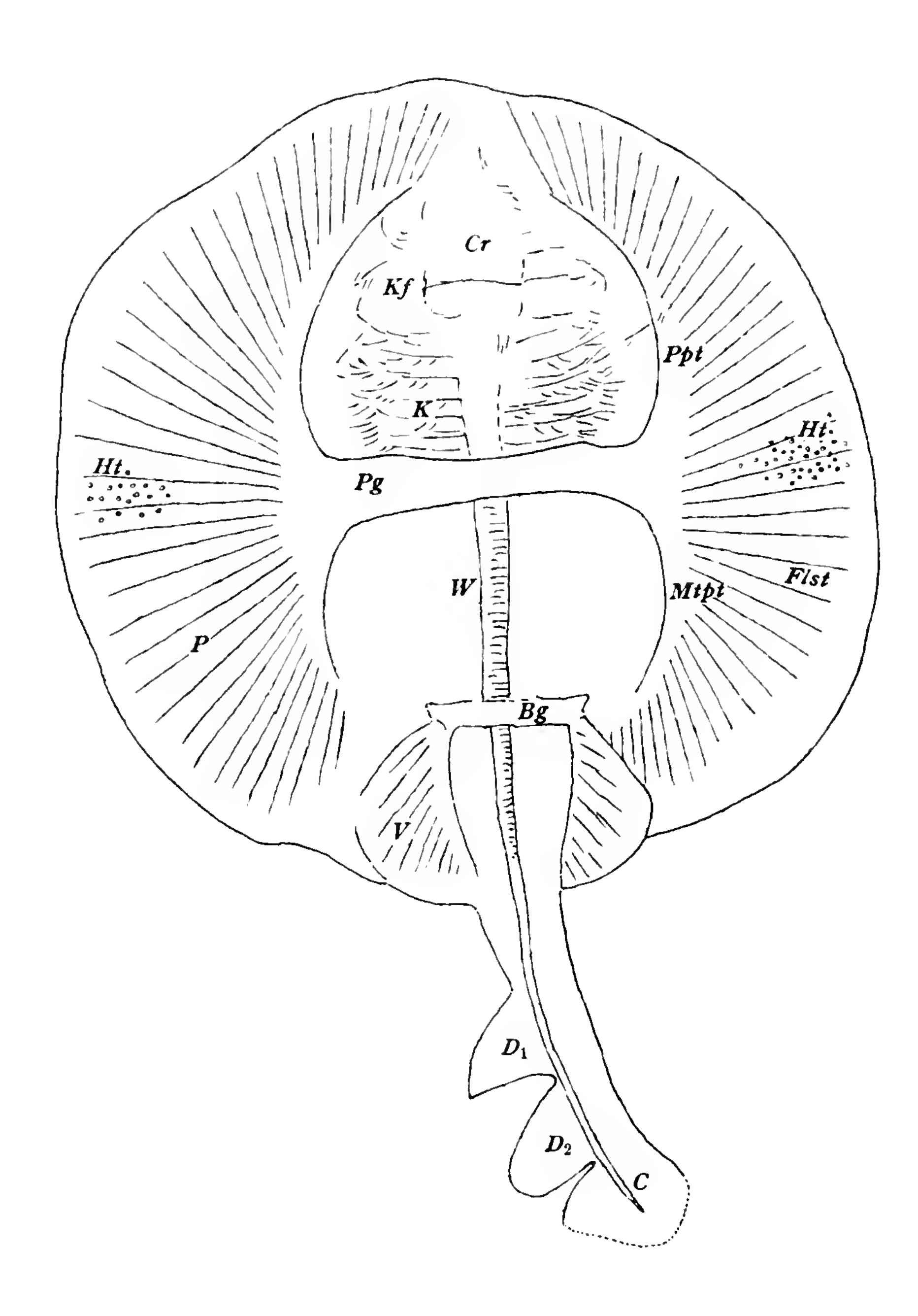
A, *Augenringe*. **Cr**, *Cranium*; **Gll**, *Gliederungslinien*; **K**, *Kiemenbogen*. **Mtpt**, *Metapterygium*
N, *Nasenkapseln*. **P**, *Pectoralis*; **Pg**, *Pectoralgürtel*. **Ppt**, *Propterygium* **R**, *Rippen*;
V, *Ventralis*; **W**, *Wirbelsäule*.

TAF. I.





TAF. II.

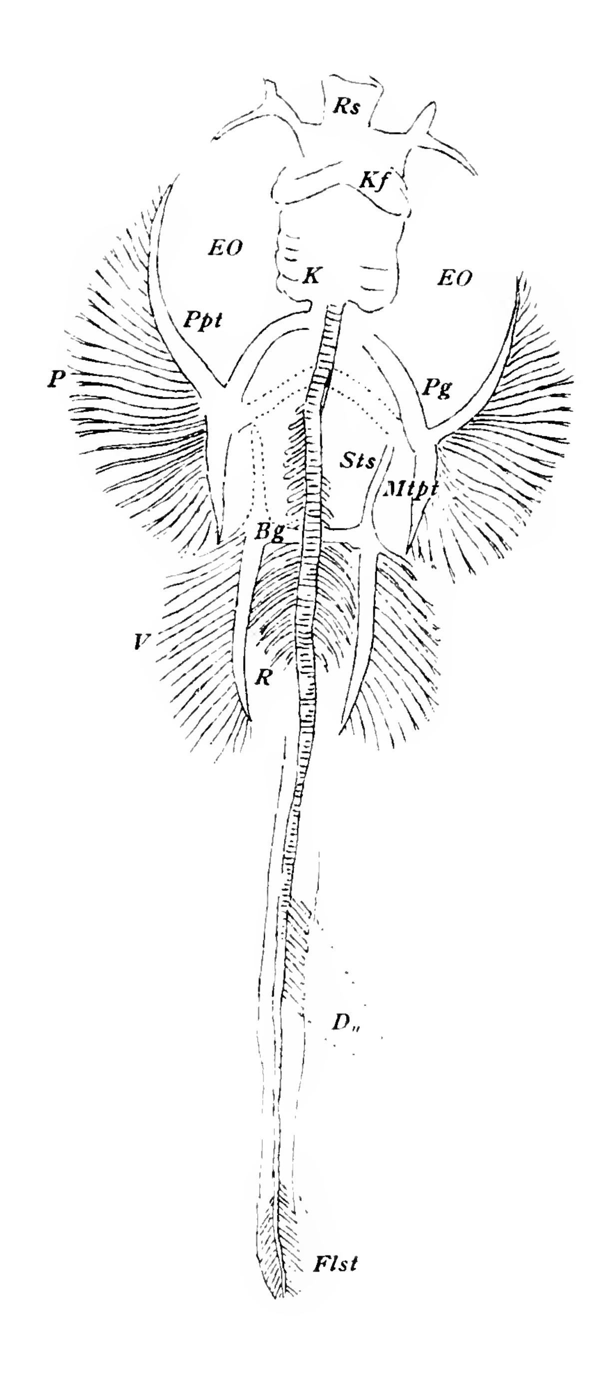


***Bg**, Beckengürtel; **C**, Caudalis; **Cr**, Cranium; **D_1**, erste Dorsalis; **D_2**, zweite Dorsalis; **Flst**, Flossenstrahlen; **Ht**, Hauttuberkeln; **K**, Kiemenbögen; **Kf**, Kieferbogen; **Mtpt**, Metapterygium; **P**, Pectoralis; **Pg**, Pectoralgürtel; **Ppt**, Propterygium; **V**, Ventralis; **W**, Wirbelsäule.*

TAF II



TAF. III.



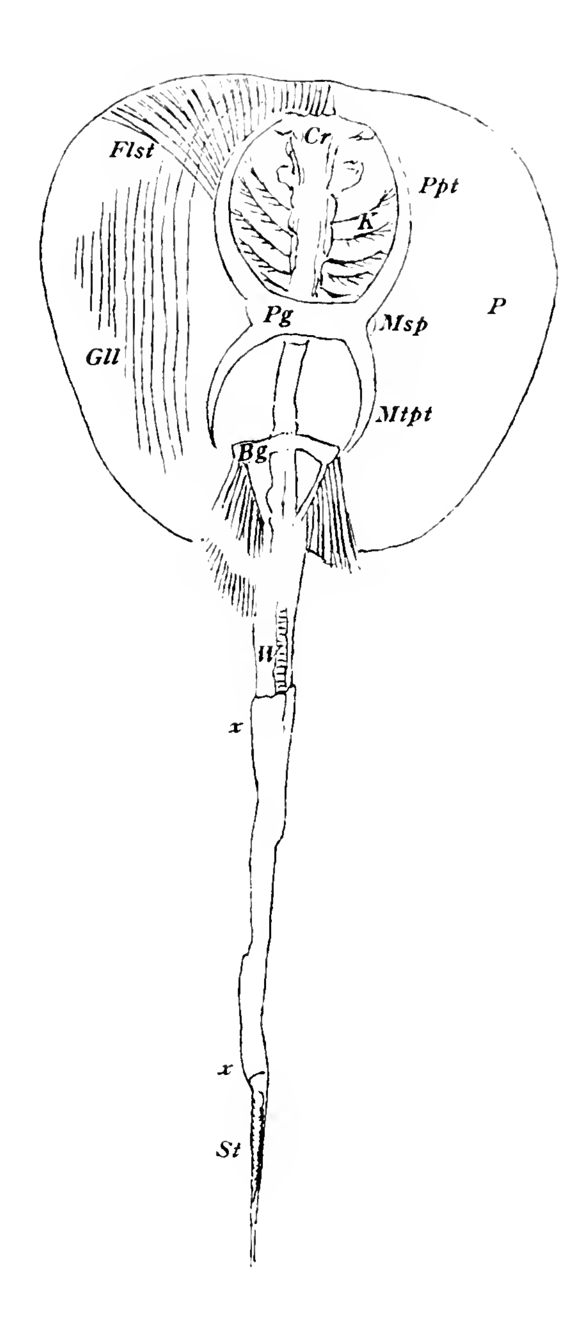
***Bg**, Beckengürtel, **D,,**, zweite Dorsalis; **EO**, Elektrisches Organ **Flst**, Flossenstrahlen, **K**, Kiemenbogen, **Kf**, Kieferbogen; **Mtpt**, Metapterygium; **P**, Pectoralis, **Pg**, Pectoralgürtel; **Ppt**, Propterygium, **R**, Rippen; **Rs**, Rostrum, **Sts**, Stützfortsätze, **V**, Ventralis.*





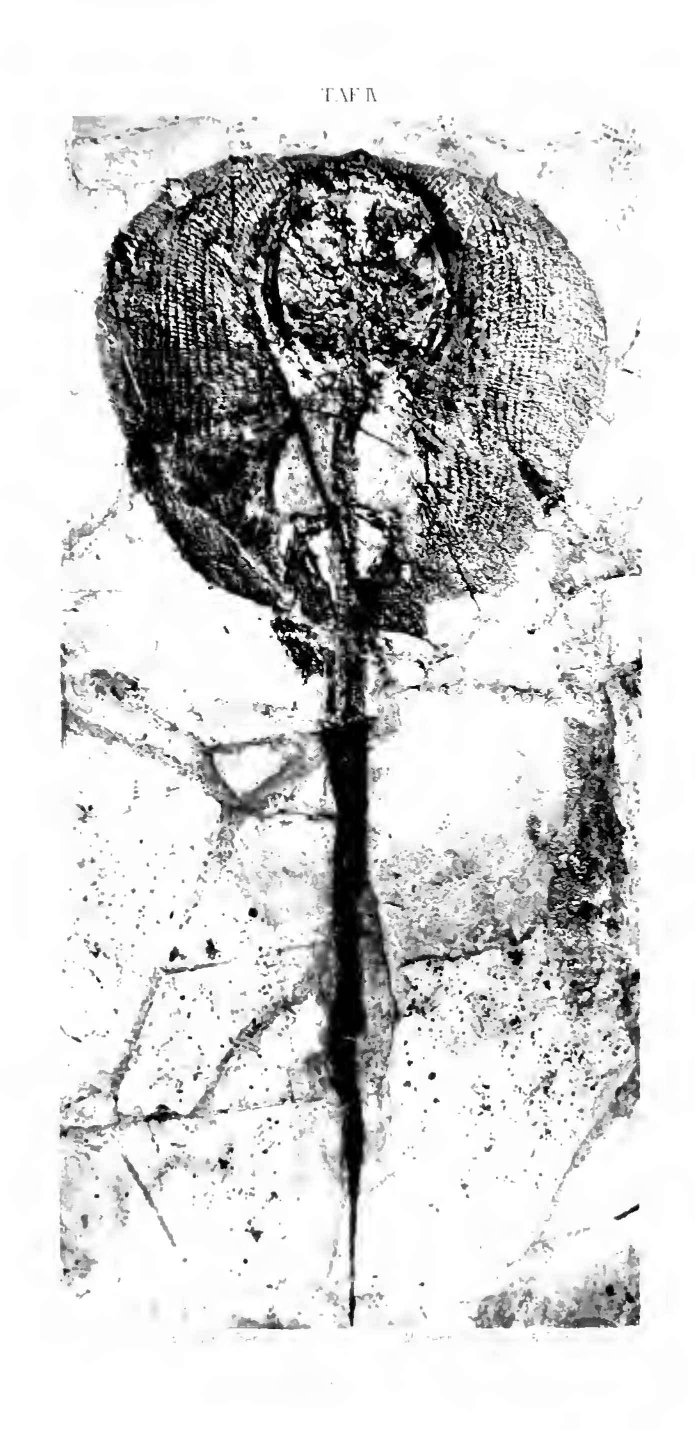


TAF. IV.

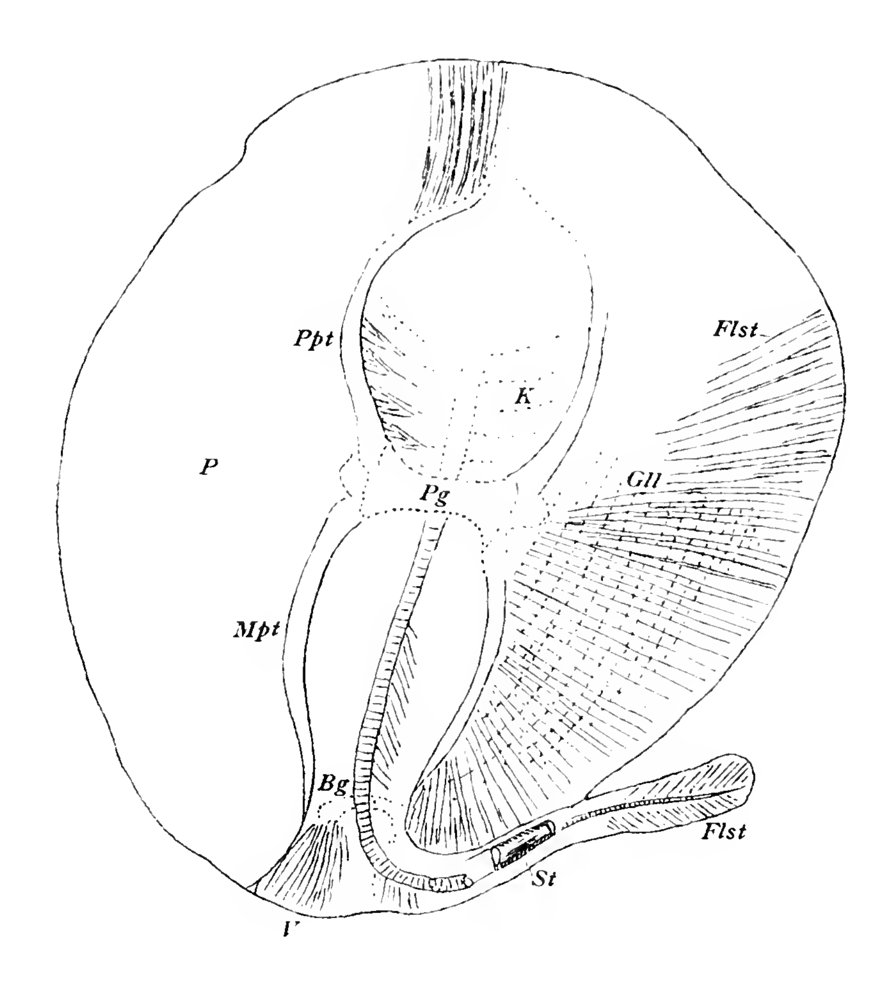


Bg, *Beckengürtel;* ***Cr***, *Cranium;* ***Flst***, *Flossenstrahlen,* ***Gll***, *Gliederungslinien;* ***Msp***, *Mesopterygium,* ***Mtpt***, *Metapterygium;* ***P***, *Pectoralis;* ***Pg***, *Pectoralgürtel,* ***St***, *Stachel,* ***W***, *Wirbelsäule,* ***x-x***, *ergänztes Stück.*

TAF. IV.



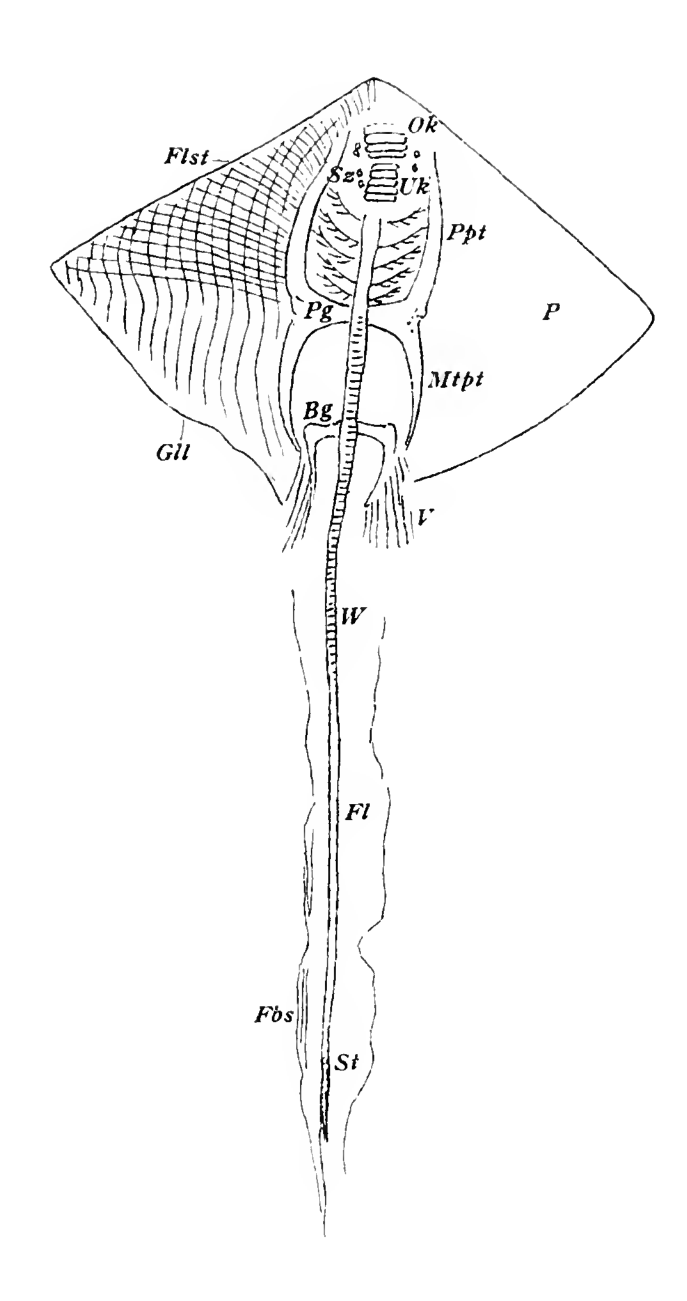
TAF. V.



Bg, *Beckengürtel*, **Flst**, *Flossenstrahlen;* **Gll** *Gliederungslinien*, **K**, *Kiemen;* **Mpt** *Metapterygium*, **P** *Pectoralis;* **Pg**, *Pectoralgürtel;* **Ppt** *Propterygium*, **St** *Stachel;* **V** *Ventralis.*



TAF. VI.



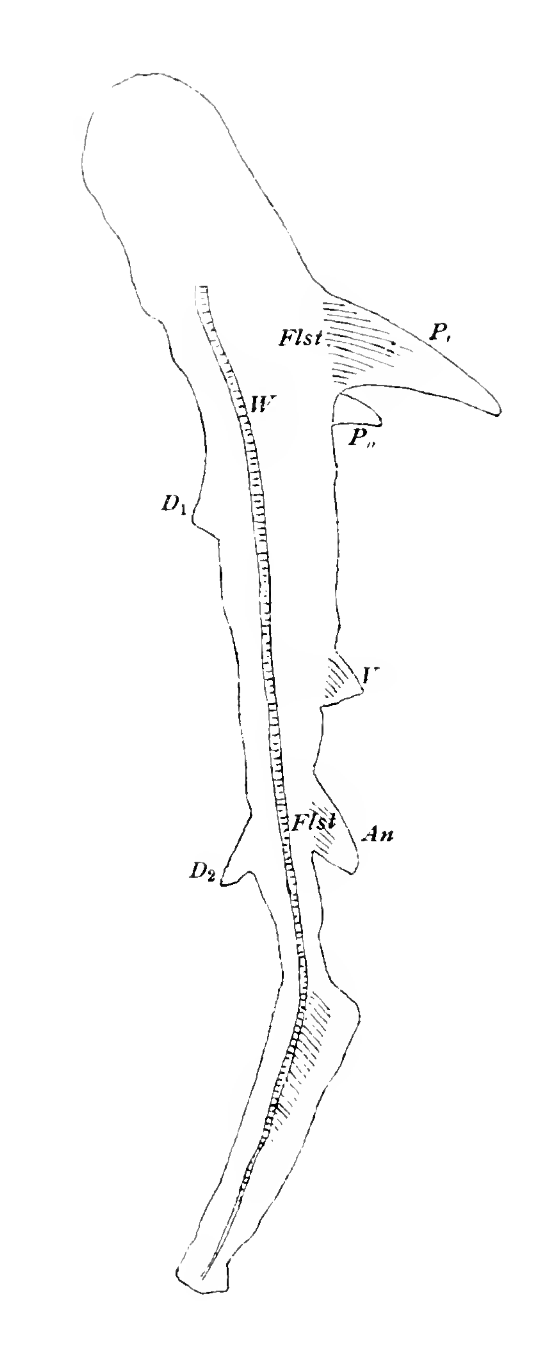
Bg, *Beckengürtel;* ***Fbs***, *Farbstreifen;* ***Fl***, *Flossensaum des Schwanzes;* ***Flst***, *Flossenstrahlen;* ***Gll***, *Gliederungslinien,* ***Mtpt***, *Metapterygium;* ***Ok***, *Oberkieferzähne;* ***P***, *Pectoralis;* ***Pg***, *Pectoralgürtel;* ***Ppt***, *Propterygium;* ***St***, *Stachel;* ***Sz***, *Seitenzähne;* ***Uk***, *Unterkieferzähne;* ***V***, *Ventralis.*

TAF. VI.





TAF. VII.

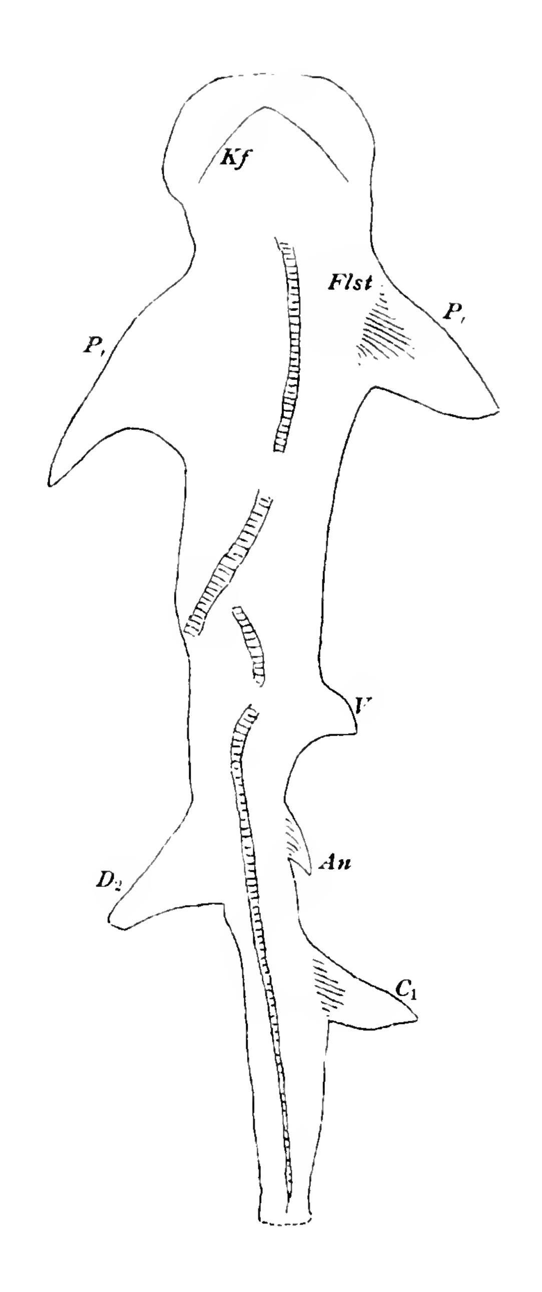


An, *Analis*, ***D***$_1$, *erste Dorsalis*, ***D***$_2$, *zweite Dorsalis*, ***Flst***, *Flossenstrahlen*; ***P***$_{,}$, *rechte Pectoralis*, ***P***$_{,,}$, *linke Pectoralis*; ***V***, *Ventralis*, ***W***, *Wirbelsaule*.

TAF VII



TAF. VIII.



An, *Analis;* C_1, *vorderer Caudallappen,* D_2, *zweite Dorsalis;* ***Flst***, *Flossenstrahlen,* ***Kf***, *Kieferbogen,* ***P***,, *rechte Pectoralis;* ***P***,,, *linke Pectoralis;* ***V*** *Ventralis.*

TAF. VIII.



